ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 5 1983 N° 2

Avril-Juin 1983

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
— pour les **abonnements** et **achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1983 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1080 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 670 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 300 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 195 F.

***Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse* : 1405 AD**

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **5**, 1983, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), no 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*



Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section C, no 2 : 163-190.

Contribution à la connaissance des constituants des nodules polymétalliques à partir des données fournies par l'étude des produits de synthèse, ainsi que des oxydes dans les gisements terrestres

par Éléna-Adriana Perseil et Rudolf Giovanoli

Résumé. — Des associations étroites entre les oxydes de manganèses ont été constatées tant dans les nodules polymétalliques des océans, que dans la zone d'oxydation des grands gisements terrestres. On note par ailleurs la faible cristallinité de ces phases. Ces deux traits caractéristiques expliquent la place de choix prise dans ce domaine de la minéralogie par les produits de synthèse, parmi lesquels on rappellera que ceux qui correspondent aux constituants des nodules ont été connus bien plus tôt que les phases naturelles. La cristallochimie des constituants des nodules est plus proche de celle des produits de synthèse que de celle des constituants des gisements terrestres.

Abstract. — Close associations between the oxide hydroxides of manganese have been found in marine manganese nodules as well as in the oxidation zone of the large terrestrian manganese deposits. The cristallinity of these mineral species is remarkably poor. Both these characteristic features explain the necessity to give a prominent place to synthetic products in the investigations within this field of mineralogy. Amongst the synthetic products are those which correspond to manganese nodule constituants and which have been known before the natural phases. The crystal chemistry of these nodule constituants is closer to that of synthetic products than to that of terrestrial deposit constituants.

E. A. Perseil, *Laboratoire de Minéralogie, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris.*
R. Giovanoli, *Universität Bern, Laboratorium für Elektronen mikroskopie, Freiestrasse 3, 3000 Bern 9.*

Introduction

C'est en étudiant l'oxydation du Mn $(OH)_2$ en suspension aqueuse alcaline que Feitknecht et Marti, 1945, purent mettre en évidence le composé appelé au départ : manganite à 7 Å. La découverte du correspondant naturel de ce produit ne remonte qu'à 1956 (Jones et Milne, 1956). L'hydrate de ce composé a été synthétisé par Wadsley en 1950. L'examen de la structure des deux constituants révèle une structure très proche de celle des phyllosilicates. C'est pourquoi on les appelle aussi « phyllomanganates ». (Arrhenius *et alt.*, 1979).

I. PRODUITS DE SYNTHÈSE

La chimie structurale des phyllomanganates nous permet de comprendre que l'ion Mn^{4+} est capable de former des structures analogues à celles des phyllosilicates. On trouve à la place des tétraèdres dans les silicates, des octaèdres de manganate (Buser *et alt.*, 1954, 1955 ; Feitknecht et Buser, 1956 ; Marti, 1944). La couche de ces octaèdres présente des lacunes. Au-dessus et au-dessous de ces lacunes se trouvent les positions des ions Me^{2+} ou Me^{3+}.

Des travaux de synthèse et des expériences d'échange suggèrent qu'un de ces deux sites est pris par un ion Mn^{3+} normalement inéchangeable, tandis que l'autre site, occupé par un ion Mn^{2+}, peut être facilement échangé. La relation entre Me^{2+} échangés au maximum et Mn total est d'environ 1/6, celle de Mn^{2+} : Mn^{3+} égale à 1 (Giovanoli *et alt.*, 1975 ; Giovanoli et Brütsch, 1979).

Nous pouvons, en conséquence, formuler cette couche anionique de la manière proposée pour les sels basiques (Allmann, 1970) :

$$\left[Mn^{4+}_{6-1} \begin{pmatrix} Me^{2+} \\ Me^{3+} \end{pmatrix} O_{12} \right]^{+}$$

Pour les produits de synthèse la position du Me^{2+} est occupée, avant l'échange, par un ion Mn^{2+}. La charge totale positive de la couche est due aux deux ions dans la parenthèse ronde. L'index « 6-1 » rappelle la relation entre lacunes et positions totales.

Entre les couches anioniques de manganate (IV) sont insérées des couches intermédiaires formées de OH et H_2O en empilement compact. On y trouve aussi des ions tels que le Na^+.

Les couches intermédiaires équilibrent la charge de la couche de manganate (IV). L'analyse du produit à séparation de 7 Å a donné le contenu suivant :

$[(OH^-) (H_2O)_5]^-$ pour le produit sans Na^+ $(Na_2 (OH^-)_3 (H_2O)_3]^-$ pour le produit saturé en Na^+ (Giovanoli *et alt.*, 1970 ; Mc Murdie et Golovato, 1948).

Nous considérons le contenu des couches intermédiaires du manganate-10 Å synthétique comme suit :

$$[Na_2 (OH^-)_3 (H_2O)_9]^-$$

Nous ne pouvons cependant pas en fournir de preuve analytique directe : ce produit n'a pu être isolé sans déshydratation, et seul le rapport Na/Mn est accessible à l'analyse chimique. La figure 1 montre qu'il s'agit d'un empilement compact de O^{2-}, OH^- et H_2O. En fonction du contenu de cette couche intermédiaire en cations, l'eau d'hydratation y est plus ou moins stable : saturé en Na^+, le produit est au moins stable sous l'eau. Saturé en métaux de transition, il peut être isolé et séché. L'eau d'hydratation varie beaucoup d'un échantillon à l'autre : il est non stoechiométrique par rapport à l'eau et par rapport au contenu en métaux de transition. Sans aucun cation dans les couches intermédiaires, l'eau d'hydratation sort, et la séparation des couches principales se réduit à 7 Å (fig. 1).

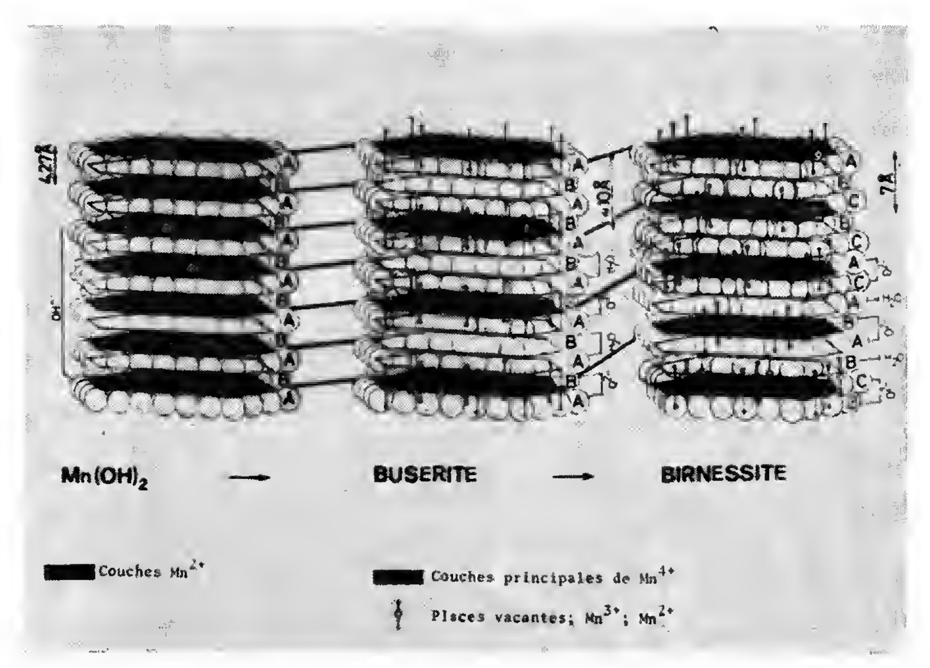


Fig. 1. — Schéma montrant les structures du $Mn(OH)_2$ et des phyllomanganates-10 Å et -7 Å en forme d'empilement compact des ions OH^- et des molécules H_2O.

Une déshydratation forcée du manganate-7 Å après un lessivage des Na^+ par l'acide mène à l'effondrement de l'édifice structurel ; les diagrammes aux rayons X ne montrent alors que les raies (h0.0) et (hk.0) de la maille pseudohexagonale. Nous appelons ce troisième groupe « manganate Z-désordonné » (anglais : random stacked manganate, ou : Z-disordered manganate (fig. 2 et 3) (Feitknecht, 1933 ; Giovanoli et Stähli, 1970 ; Giovanoli, 1980). De ce que nous venons d'établir, il est clair que ces trois groupes de manganates (IV) doivent presque toujours être non stoechiométriques, et les formules élaborées ci-dessus représentent des formules idéales que l'on n'a que rarement l'occasion de trouver dans les produits naturels.

Le manganate-10 Å qui est plus hydraté présente de remarquables propriétés d'échangeur d'ions. Ce groupe de manganates préfère les ions de transition Me^{2+} tels que Cu^{2+}, Co^{2+}, Zn^{2+}, Ni^{2+}. En outre, il peut aussi incorporer le Ca^{2+}. Le Co^{3+} peut remplacer en faible proportion le Mn^{4+} des couches principales dans les trois groupes de phyllomanganates.

Plus le manganate-10 Å est saturé par un ou plusieurs de ces éléments, plus il devient stable vis-à-vis de la déshydratation, ainsi que nous l'avons déjà noté ci-dessus.

La chimie structurale des phyllomanganates, en résumé, paraît simple. Les difficultés dans les trois groupes — manganate-10 Å, manganate-7 Å, manganate-Z-désordonné — commencent avec les effets de taille des cristaux. La non-stoechiométrie et les mélanges avec des produits de déshydratation ou d'autres réactions, rencontrés fréquemment en synthèse et dans la nature, multiplient les complications.

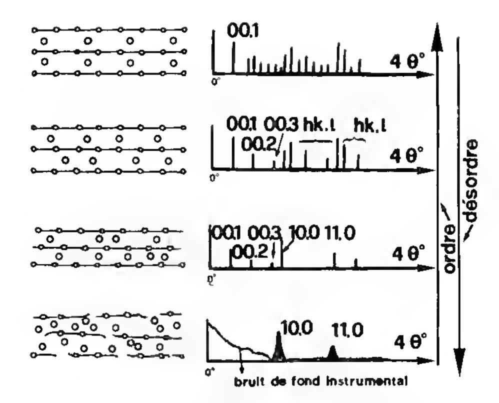


Fig. 2. — Relations entre les phénomènes d'ordre et désordre dans les structures lamellaires d'une part, et des diagrammes de diffraction de ces composés d'autre part (schéma simplifié).

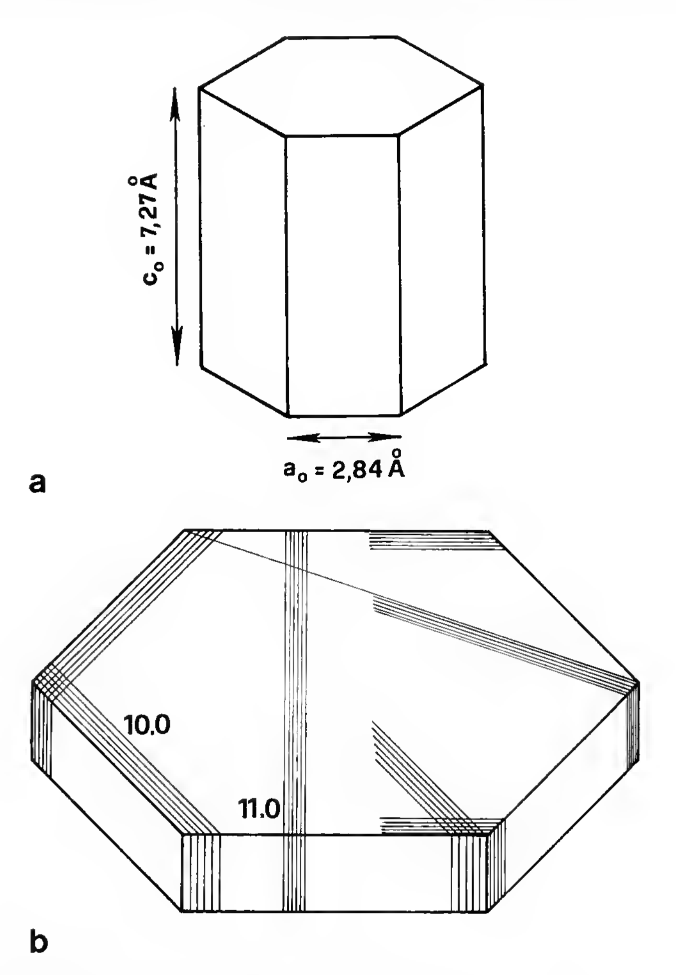


Fig. 3. — a, Maille élémentaire du manganate-7 Å (maille pseudohexagonale) ; b, Cristal de manganate-7 Å ; quelques familles des plans 10.0 et 11.0 sont désignées.

La compilation peu systématique des données existantes a conduit à une confusion réelle dans la nomenclature.

La rancieïte, association des manganates à 10 Å et 7 Å issue de l'instabilité de la première phase dans les conditions de la zone d'oxydation, est connue depuis plus de 200 ans (Haüy, 1801 ; Lacroix, 1910 ; Leymerie, 1859).

Betekhtin avait trouvé en 1937 une masse amorphe qu'il appelait, en 1940 « vernadite »[1] (Betekhtin, 1940 ; Chukhrov *et alt.*, 1976).

Les premiers chimistes à élaborer les synthèses et réactions dans ces trois groupes de phases ont d'abord utilisé le terme chimique « manganite », déjà courant en 1922 (Sarkar et Dhar, 1922), au lieu du nom logique de manganate (IV). De plus, Mc Murdie (1948), le premier à publier quelques informations sur le manganate Z-désordonné, introduisit la désignation chimique « δ-MnO_2 ». Mais étant donné qu'il ne s'agit pas d'une modification MnO_2, il est préférable de rejeter cette terminologie. Nous avons repris ce problème malgré l'état de confusion qui existe encore dans la plupart des publications récentes. On trouve encore : « vernadite », « todorokite », « rancieïte », etc. (Burns et Burns, 1977). Certains auteurs maintiennent que la « todorokite » (Yoshimura, 1934) n'est pas membre du groupe des phyllomanganates (Burns et Burns, 1979). Pour échapper à cette confusion sémantique nous utiliserons la terminologie suivante :

Terme chimique	Nom du minéral
Manganate-10 Å	Busérite *
Manganate-7 Å	Birnessite **
Manganate Z-désordonné	Birnessite Z-désordonné

* Pour honorer le Pr W. Buser, premier à trouver cette phase dans les nodules polymétalliques des océans (Buser et Graf, 1955).

** D'après Milltown, of Birness, Aberdeenshire, Écosse, où le manganate-7 Å a été identifié pour la première fois (Jones et Milne, 1956).

Les travaux de synthèse ont souligné que le manganate-10 Å se forme en réaction topotactique par l'oxydation rapide d'une suspension fraîche de Mn $(OH)_2$ très alcaline. Ce procédé a été introduit par Wadsley (1950). Le produit ne peut être isolé et séché tel quel sans qu'il soit déshydraté en formant le manganate-7 Å.

Gardé en suspension aqueuse il se conserve, cependant, sans limite. A partir de l'analyse du produit non séché nous arrivons à la formule structurale provisoire suivante :

$$\left[Mn^{4+}_{5} \binom{Mn^{2+}}{Mn^{3+}} O_{12}\right]^{+} \cdot \left[Na^{+}_{2} (OH^{-})_3 (H_2O)_9\right]^{-}$$ (Na-manganate-10 Å (Giovanoli et Brütsch, 1979).

Nous plaçons les deux ions Na^+ dans la couche intermédiaire compte tenu de ce qu'ils sont particulièrement faciles à faire sortir du réseau dans les expériences d'échange.

L'analyse du produit séché sur $P_4 O_{10}$ dans un vide de quelques torr donne la formule idéale suivante pour le Na-manganate-7 Å :

1. Dans la fiche ASTM n° 15-604, sont entrées les valeurs de la cryptomélane sous le faux nom de « vernadite ».

$$\left[\overset{4+}{\underset{5}{Mn}} \left(\begin{smallmatrix} Mn^{2+} \\ Mn^{3+} \end{smallmatrix}\right) O_{12}\right]^{+} \cdot \left[\overset{+}{\underset{2}{Na}} (OH^{-})_3 (H_2O)_3\right]^{-}$$

Ces deux phyllomanganates peuvent être traités par l'acide nitrique dilué afin de faire sortir le sodium. Dans ces circonstances l'ion Mn^{2+} s'oxyde en Mn^{3+}, et en même temps le manganate-10 Å se transforme (même sous l'eau) en manganate-7 Å. Ce nouveau produit sans Na^+ correspondant, selon l'analyse, à la formule empirique $Mn_7O_{13}5H_2O$, ou en formule structurale idéale :

$$\left[\overset{4+}{\underset{5}{Mn}} \left(\begin{smallmatrix} Mn^{3+} \\ Mn^{4+} \end{smallmatrix}\right) O_{12}\right]^{2+} \cdot \left[(OH^{-})_2 (H_2O)_4\right]^{2-}$$

Nous l'appelons Mn (III)-phyllomanganate (IV)-7 Å. Cette variété est particulièrement susceptible de transformation en manganate Z-désordonné, d'oxydation et de réduction (GIOVANOLI *et alt.*, 1970 ; STÄHLI, 1968).

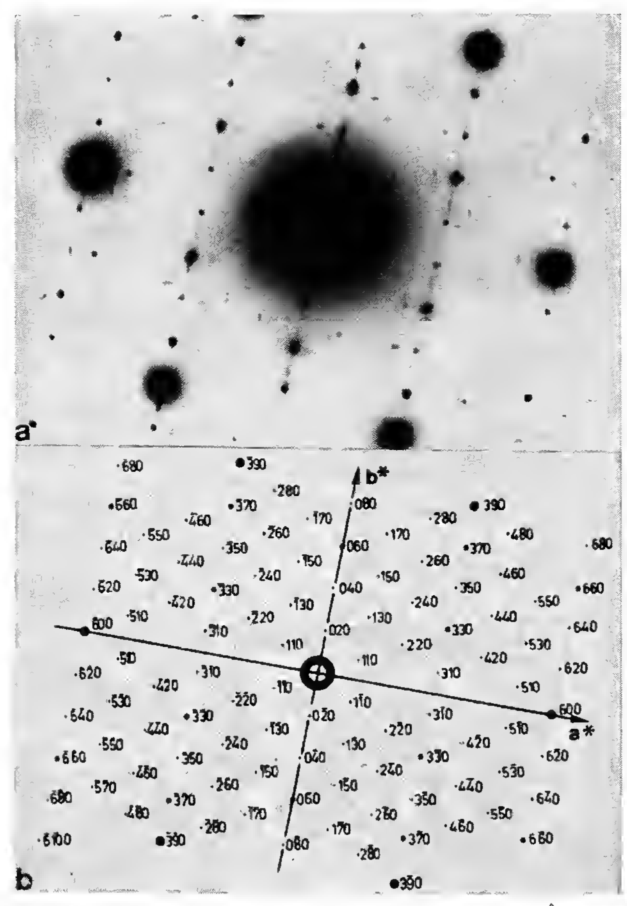


FIG. 4. — Microdiffraction électronique d'un cristal de Na-manganate-7 Å (a) montrant les réflexions de superstructure ; celles-là ont été indexées selon (b).

La réaction dans l'acide nitrique comprend, ainsi que nous l'avons déjà signalé, une oxydation du Mn^{2+} en Mn^{3+}. Toutes ces transformations et ces lessivages ne changent, cependant, pour ainsi dire pas la morphologie qui reste jusqu'au bout celle de plaquettes similaires aux cristaux initiaux du $Mn(OH)_2$ (Giovanoli *et alt.*, 1970 ; Stähli, 1968).

Nos produits les plus âgés de manganate-10 Å (gardés sous l'eau depuis 1966) présentent des indices de recristallisation lente : des plaquettes allongées commencent à pousser, ce qui est en accord avec le fait que ce phyllomanganate est seulement pseudohexagonal. La vraie maille élémentaire est orthorhombique, et les meilleurs cristaux obtenus jusque-là montrent une multitude de réflexions de superstructure dans la diffraction électronique du manganate-7 Å (fig. 4).

Dans le vide poussé du microscope, tout cristal de manganate-10 Å se transforme en manganate-7 Å. Le diagramme de diffraction aux rayons X du manganate-10 Å, ainsi que celui du manganate-7 Å ne peuvent être indexés qu'avec une maille orthorhombique (fig. 4).

Un traitement prolongé de tous ces manganates en milieu acide mène à la destruction totale du réseau en couches. La première phase à observer ensuite est le γ-MnO_2 en très petits prismes qui grossissent en quelques semaines ou mois, toujours en suspension acide. Mais le produit final de cette évolution est représenté par le β-MnO_2.

Cette action de l'acide démontre que le réseau des manganates est stable uniquement en milieu au-dessus de pH 7. Déjà au pH 6, 8 nous avons observé le démarrage de la séquence décrite plus haut.

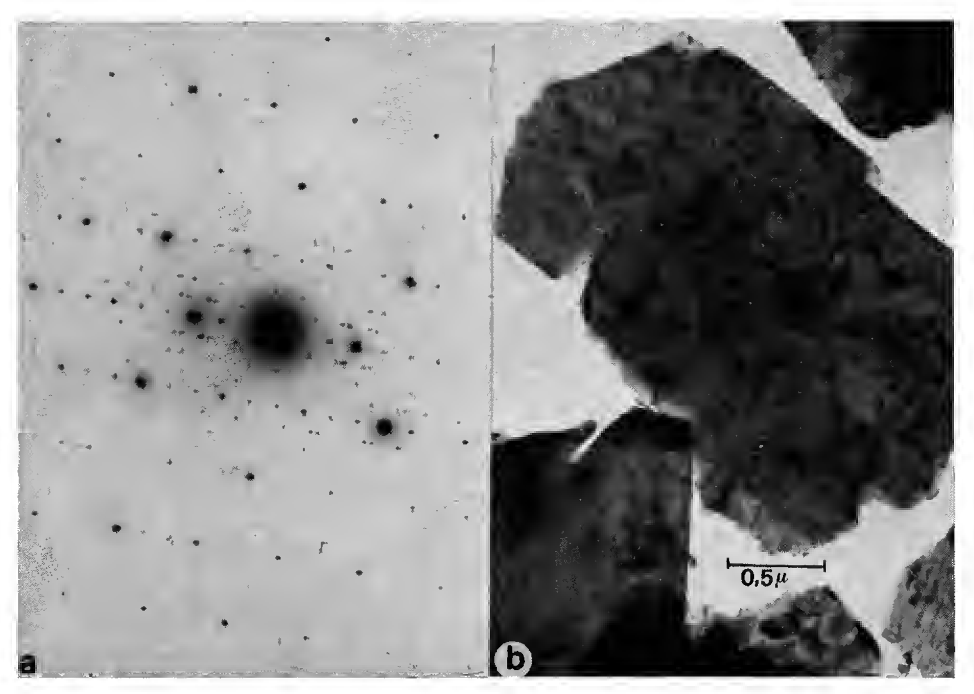


Fig. 5. — Microdiffraction électronique (a) d'un cristal de Ca-manganate-7 Å (b).

Nous en tirons la conclusion que ce réseau est stable par liaisons hydrogènes et en présence du calcium ou d'éléments de transition. A l'air aussi, l'oxydation est facile, tout au moins dans le cas des manganates faibles en éléments de transition. Le Mn (III) manganate (IV), par exemple, peut être oxydé très facilement jusqu'au β-MnO_2 à l'air.

Par ailleurs, ce Mn (III) manganate (IV) est aussi particulièrement apte à la réduction du Mn^{4+}. Dans un milieu de xylène, l'acide cinnamique le transforme, en réaction topotactique, en aiguilles extrêmement fines de γ-MnOOH (fig. 5).

Ces aiguilles restent parfaitement orientées, et une oxydation conséquente les transforme en β-MnO_2 toujours orienté. De cette observation au laboratoire et du fait que le α-MnOOH ne peut être préparé facilement, nous tirons la conclusion que la pseudomorphose du α-MnOOH en β-MnO_2 fréquemment rapportée est en vérité une pseudomorphose γ-MnOOH $\rightarrow$ β-MnO_2 dont la séquence complète a été : manganate-10 Å $\rightarrow$ manganate-7 Å $\rightarrow$ γ-MnOOH $\rightarrow$ β-MnO_2.

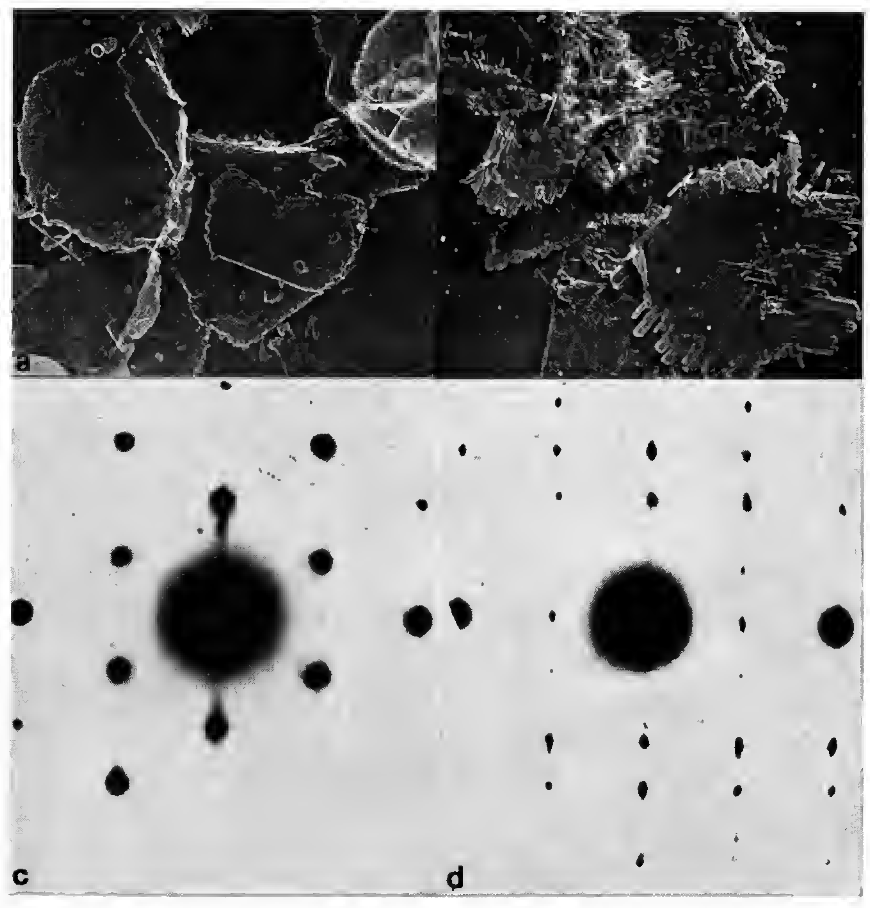


Fig. 6. — Micrographies électroniques et diffractions correspondantes du produit de départ (a, c) et du produit final (b, d) de la réduction du Mn (III) manganate-7 Å par l'alcool cynnamique. Le produit final, γ-MnOOH, se présente en aiguilles très minces et pseudomorphes.

Plusieurs réactions entre des phases du Mn et l'ion K^+ sont connues, qui mènent, irréversiblement à la cryptomélane. Ce manganate à réseau en tunnels peut accommoder l'ion K^+ de telle manière que ni la dissolution ni la recristallisation ne sont possibles. Le baryum ainsi que l'ammonium peuvent aussi former cette structure. Le Ba-manganate en tunnels se trouve dans la nature sous la forme du minéral « hollandite ». L'ammonium-cryptomélane a faussement été décrite comme « cryptomélane vide (sans aucun cation dans ses tunnels).

Le manganate-7 Å et le manganate Z-désordonné, s'ils sont préparés à partir de $KMnO_4$, restent assez riches en potasse, même après lavage prolongé. Un tel produit se transforme en suspension acide, ou par chauffage, en cryptomélane. Ce phénomène explique la présence de la raie près 2,2 Å appelée « diagnostique pour la vernadite ». Cette raie est en vérité la première à apparaître dans cette transformation en cryptomélane (fig. 6). S'il ne s'agissait là que d'un mélange simple d'un peu de cryptomélane cristalline dans le manganate Z-désordonné, on devrait s'attendre à voir apparaître d'autres raies puisqu'elles sont plus intenses que celle près de 2,2 Å. Il faut, cependant, se rappeler qu'une réflexion aux rayons X est produite par une ou plusieurs familles de plans. Si la dimension du cristal montre un grand nombre de plans, la raie correspondante est peu élargie et paraît intense. Si, par contre, une autre dimension du même cristal est petite et ne contient que très peu de plans, la raie correspondante est très élargie et paraît faible ; elle peut même disparaître entièrement dans le bruit de fond. C'est ce dernier cas qui est patent dans la transformation du manganate-7 Å et du manganate Z-désordonné en cryptomélane ; les germes de la cryp-

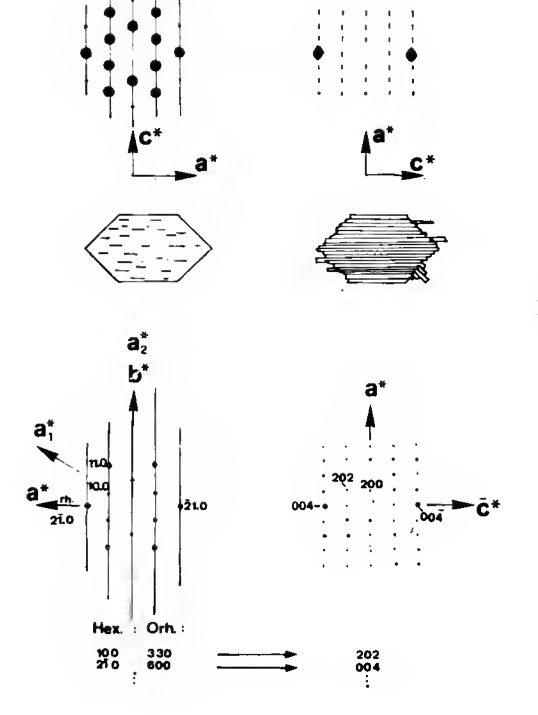


Fig. 7. — Schéma démontrant la réaction topotactique présentée figure 6. *À gauche :* manganate initial ; *à droite :* γ-MnOOH final.

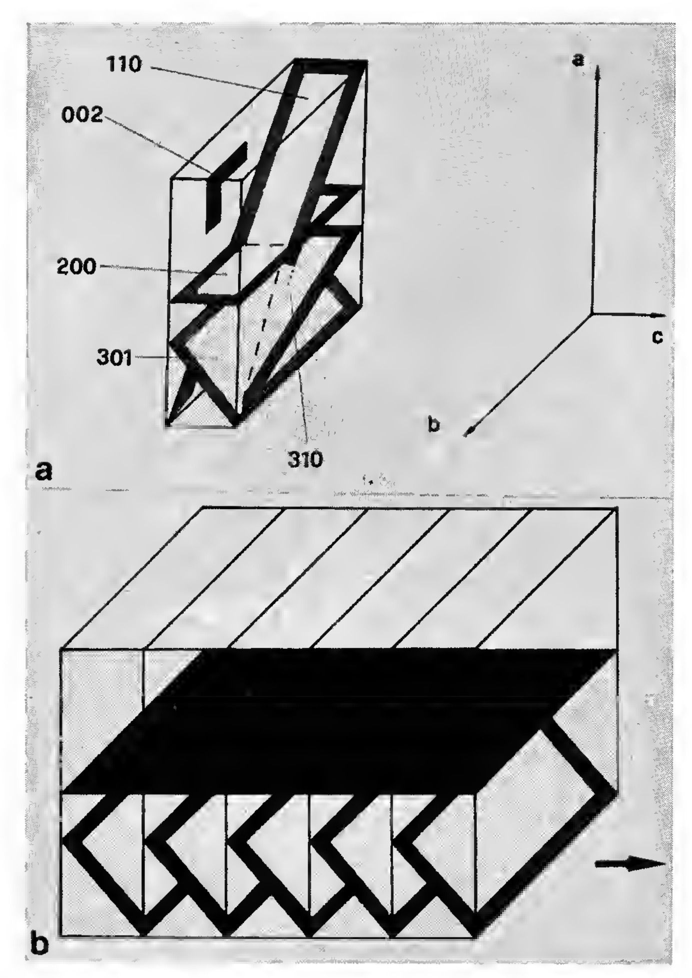


Fig. 8. — a, Maille élémentaire de la cryptomélane/hollandite. (Les plans 110, 200, 310, 301 et 002 sont indiqués.) b, Schéma d'un cristallite de cryptomélane/hollandite après la nucléation. Le grossissement dans la direction de l'axe c est prononcé. En conséquence, dans la phase initiale il se forme peu de plans 200 (et 110) mais relativement beaucoup de plans 301.

tomélane croissent en forme d'aiguilles. Il y a donc dans l'étape initiale très peu de plans (110) et (200) et ces deux réflexions n'apparaissent pas au départ. Les plans (002) et (211), par contre, sont très nombreux. Les deux raies correspondantes coïncident, cependant, avec les deux réflexions prismatiques du manganate-7 Å. Le troisième plan est (301) ; c'est en fait celui que l'on décèle le premier, comme on le voit sur la figure 7.

Cet aperçu sur la structure des phyllomanganates et leurs conditions de stabilité nous permet de mieux comprendre les concentrations polymétalliques, dans la mesure où elles se trouvent dans des conditions plus proches de celles des produits de synthèse que celles de la zone d'oxydation des grands gisements terrestres.

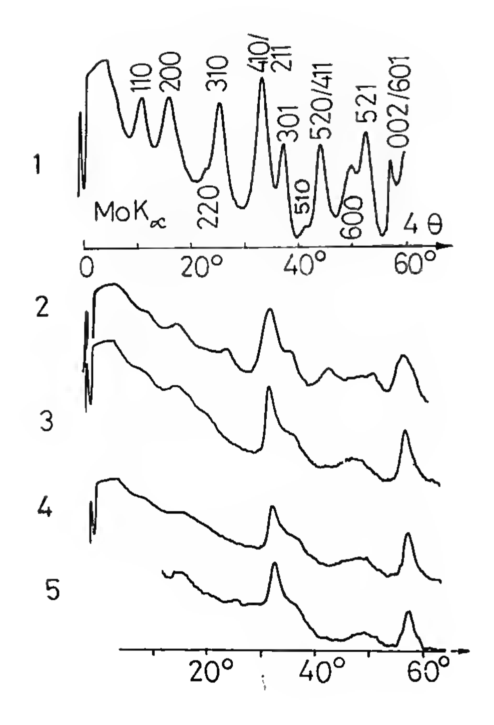


Fig. 9. — Diagrammes de diffraction de rayons X (MoKα) de cinq échantillons de manganate Z-désordonné. Le n° 1 s'est transformé en cryptomélane ; dans 2-5, la transition en cryptomélane s'est arrêtée. Son seul témoin est une réflexion près 2,2 Å plus ou moins développée.

II. CONCENTRATIONS POLYMÉTALLIQUES DES OCÉANS

Le manganate Z-désordonné (birnessite Z-désordonné) des concentrations polymétalliques des océans peut se trouver dans trois situations différentes : prédominant à l'échelle de la concentration ; associé avec le manganate à 10 Å et formant des successions rythmiques (fig. 11) ; accessoire à côté du manganate à 10 Å qui est en voie de transformation vers le manganate à 7 Å (birnessite).

A. — Manganate Z-désordonné prédominant

Les formations polymétalliques dans lesquelles cette phase prédomine nous sont plus connues dans l'océan Indien (Leclaire et Perseil, 1979). C'est ainsi que nous avons rencontré cet oxyde :

— dans les croûtes polymétalliques associées à des séries lithologiques ultracondensées à lacunes se situant entre le Crétacé supérieur et le Miocène (Segoufin *et alt.*, 1978 ; Leclaire et Perseil, 1979) ;

— dans les cuirasses polymétalliques associées à des séries sédimentaires cénozoïques ultracondensées à lacunes (Tucholke et Carpentier, 1977) ; plateau des Aiguilles — 2 550-2 625 m de profondeur (Leclaire et Perseil, 1979) ;

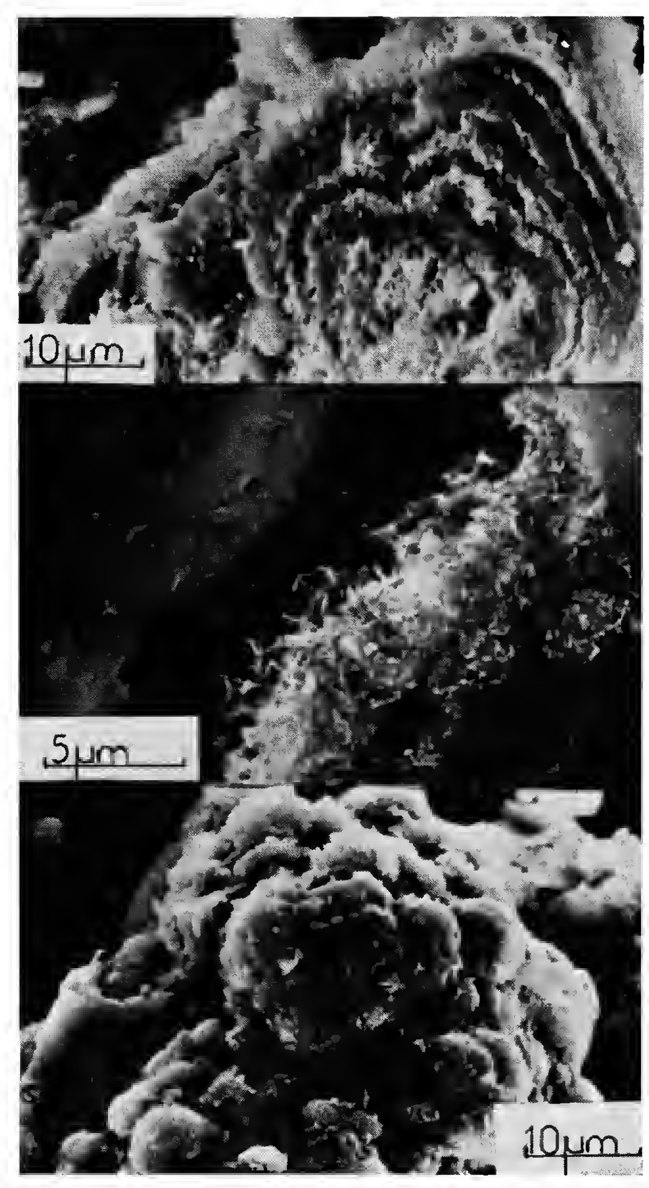


Fig. 10. — Concrétions de manganate Z-désordonné. a, La concrétion de manganate Z-désordonné, compacte en apparence, est suffisamment aérée ; on remarque très souvent, en coupe, des « circomvolutions vides » qui favorisent par la suite une meilleure cristallisation. b, La cristallisation entre les concrétions de manganate Z-désordonné dans une « circomvolution vide ». c, Concrétion de manganate Z-désordonné, vue d'ensemble.

— sur les flancs de dorsales à fort relief (bassin de Madagascar, secteur oriental — 4 725-4 545 m de profondeur) ; il s'agit de nodules sphériques très abondants dans le site, à noyaux constitués de fragments altérés de basalte ;

— dans le bassin Indien central sur le flanc nord de la structure de l'Osborn-Knoll ; on y observe des dalles d'oxydes avec des sédiments argileux pris en sandwich entre les deux couches d'oxydes (— 4 370 m de profondeur) (Leclaire et Perseil, 1979).

Les sections polies de ces échantillons présentent toutes un constituant principal gris sombre, se prêtant difficilement au polissage du fait de sa très faible dureté. Les deux réflexions mises en évidence dans ces échantillons par l'examen aux rayons X à 2,4 et 1,4 Å appartiennent à ce constituant. L'observation des sections polies permet de constater que ce constituant (le manganate Z-désordonné) possède une très faible réflectance ne dépassant généralement pas 10 % à 600 nm. Les effets d'anisotropie très faible sont rares. Les concrétions de manganate Z-désordonné sont souvent bordées d'oxydes de fer gris brun, avec des réflexions internes rouges entre nicols croisés ; ces plages sont assez irrégulières. On observe, en outre, de fines veinules d'oxydes de fer traversant les structures de manganate Z-désordonné, ce qui témoigne d'un enrichissement postérieur en fer. Les échantillons liés à un environnement basaltique sont parsemés de fines plages de magnétite et ilménite. L'analyse chimique des échantillons nous permet de constater que :

— les teneurs très élevées en fer sont souvent comparables à celles en manganèse (tabl. I) ;

— les éléments de transition (en faible proportion) sont légèrement plus concentrés dans les échantillons 2 (tabl. I) renfermant des proportions comparables en fer et manganèse ; l'amoindrissement de la teneur en manganèse ou en fer semble entraîner celui de la teneur en Co ;

— les teneurs les plus importantes en titane se trouvent dans les échantillons enfermant des fragments basaltiques qui représentent l'origine des petites plages de titanomagnétite et de l'ilménite.

Les pertes au feu, ainsi d'ailleurs que l'allure des courbes thermopondérales de ces constituants, sont très proches des caractéristiques des gels.

Il est important de souligner que *ces formations polymétalliques ou plus exactement ferro-manganésifères sont originales et spécifiques aux formations océaniques* ; dans aucun grand gisement terrestre le manganate Z-désordonné n'atteint une telle ampleur et un tel développement. Si la zone d'oxydation des grands gisements terrestres débute par la présence du manganate à 7 Å (la birnessite) [cette phase passe facilement en γ-MnO_2 (la nsutite) comme dans les gisements d'Afrique de l'Ouest (Perseil et Grandin, 1978)] un seul oxyde, dans cette zone d'oxydation est comparable au manganate Z-désordonné des concentrations polymétalliques océaniques, par sa fréquence et sa stabilité : c'est la cryptomélane. Il serait intéressant à ce propos d'examiner la possibilité dans certains gisements pour la cryptomélane de représenter la transformation du manganate Z-désordonné.

Tableau I. — Composition chimique des échantillons à prédominance de manganate Z-désordonné ou birnessite Z-désordonné.

	1 SU77DR01 Ride de Davie		2 75DR08 Plateau des Aiguilles		2 (croûte externe) 75DR08 Plateau des Aiguilles		3 77DR01 Bassin de Madagascar		4 AET77019 Bassin indien central	
	soluble (acides)	insoluble	soluble (acides)	insoluble	soluble (acides)	insoluble	soluble (acides)	insoluble	soluble (acides)	insoluble
SiO_2		9,50		4,42		7,80		13		17,50
Al_2O_3	0,78	1,58	0,67	0,40	0,70	0,57	3,59	5,12	2,75	4,34
TiO_2	1,00		1,10		1,20		1,95	0,23	1,00	0,23
Fe_2O_3	24,74	2,35	25,20	0,20	25,66	0,14	21,23	2,50	14,50	1,46
MnO			0,83		0,70	0,28		0,03	0,10	0,05
MnO_2	23,30		24,20		25,44		16,75		19,14	
MgO	1,37	0,13	1,46	traces	1,36	traces	1,32	0,32	1,21	0,30
CaO	2,00	0,41	2,25	0,55	2,28	0,09	1,82	1,80	1,76	
Na_2O	1,68		1,90		1,62		2,02		2,62	
K_2O	0,59		0,43		0,36		0,83		1,20	
P_2O_5	0,92		0,73				0,60		0,23	
NiO	0,24	0,04	0,23		0,25		0,14		0,21	
C_oO	*0,35*	0,03	*0,50*		*0,48*		*0,30*		*0,23*	
BaO	0,10		0,12				0,06		0,09	
PbO	0,18						0,08		0,06	
ZnO	0,08		0,07				0,07		0,07	
CuO	traces		traces				0,11		0,18	
Cl	1,44		2,70		2,05		0,49			
P.F.	26,50		30,50		29,90		26,50		27,00	

B. — Manganate Z-désordonné associé en successions rythmiques au manganate à 10 Å

L'association du manganate Z-désordonné avec le manganate à 10 Å est très fréquente dans les nodules polymétalliques. En fonction du rapport que l'on peut analyser entre ces deux phases, dans les coupes des nodules, plusieurs cas nous paraissent devoir être distingués.

1. Prédominance du manganate Z-désordonné avec apparition accessoire en très fins liserés du manganate à 10 Å, dans certaines parties du nodule (bassin de Crozet) (fig. 11, a, b, c).

2. Succession rythmique des concrétions à manganate Z-désordonné et des concrétions à manganate à 10 Å — dans l'ensemble du nodule — (*cas idéal quant au schéma des réactions envisagées pour la formation des nodules*) avec une très faible variation de l'épaisseur de chaque concrétion (fig. 11, e). La nature minéralogique des noyaux peut exercer ici une influence sur la nature des premières concrétions d'oxydes formées. On constate ainsi très souvent que les premières couches d'oxydes sur les fragments plus ou moins altérés de basalte sont presque toujours formées de manganate Z-désordonné (bassin de Madagascar, DR 7603) ; par contre, lorsqu'il s'agit de noyaux formés de sédiments comme dans le bassin Indien central, c'est le manganate à 10 Å qui fait démarrer la succession.

3. Le manganate Z-désordonné peut aussi se trouver en position accessoire par rapport au manganate à 10 Å ; c'est le cas des nodules AET 21 du bassin Indien central et de certains types de la zone équatoriale du Pacifique ; relèvent généralement de ce cas les nodules les plus riches en éléments de transition. La gamme des nodules de l'océan Indien est assez nuancée pour permettre d'aborder dans de bonnes conditions l'analyse minéralogique de chacun de ces cas.

La microstructure qui résulte du mode de succession des phases dans le nodule donne des indications sur les conditions de formation des nodules. C'est ainsi que l'on observe une variation des microstructures et des rapports des phases dans le même bassin.

La campagne Nemrode a mis en évidence dans le bassin Indien central trois types de nodules, dans le même environnement sédimentaire (boue rouge et diatomite rouge). Ces trois types correspondent aux cas évoqués ; ainsi les nodules MD 77DR02 (— 5 090 m de profondeur) plus riches en manganate Z-désordonné dans l'ensemble du nodule (fig. 11, d) s'enrichissent progressivement en manganate à 10 Å ; vers la partie superficielle, le manganate à 10 Å devient prédominant.

Il est pratiquement impossible de séparer les deux phases dans ce contexte. Lors de l'examen aux rayons X, c'est la phase à 10 Å, la mieux cristallisée, qui sera mise en évidence. Seule l'analyse ponctuelle pratiquée sur une surface polie, où les deux phases montrent déjà des réflectances et anisotropies différentes, nous permet de constater une appréciable différence de composition chimique entre les deux phases. C'est particulièrement la teneur plus forte en silice et fer qui caractérise le manganate Z-désordonné, alors que les proportions en éléments de transition diminuent nettement par rapport à celles trouvées dans les plages de manganate à 10 Å. Dans les nodules AET 77021 (— 5 360 m de profon-



Fig. 11. — Manganate Z-désordonné associé en successions rythmiques au manganate à 10 Å (sections polies ; L.N.). a, b et c, Prédominance du manganate Z-désordonné et apparition en très fins liserés du manganate à 10 Å (bassin de Crozet). d, Prédominance du manganate Z-désordonné dans l'ensemble des nodules MD77DR02 (bassin Indien central) et enrichissement progressif en manganate à 10 Å vers la périphérie du nodule. e, Les nodules MD77DR03 (bassin Indien central) renferment des proportions comparables en manganate Z-désordonné et en manganate à 10 Å. f, Les concrétions des nodules MD77DR03 (bassin Indien central) s'enrichissent sensiblement en manganate à 10 Å vers la partie superficielle des nodules. g, Prédominance du manganate à 10 Å dans les nodules Cp 15 du Pacifique (zone équatoriale).

deur), le manganate Z-désordonné est tout à fait accessoire ; c'est le cas typique de concentration à prédominance de manganate à 10 Å riche en Cu + Ni. Le cas évoqué montre bien comment le paramètre — la profondeur du milieu de formation — est ici responsable en dernier lieu de la nature minéralogique de la concentration.

Ce type d'association B (manganate Z-désordonné — manganate à 10 Å) est, comme l'association A, caractéristique et particulier aux concentrations océaniques.

Les nodules du Pacifique (zone équatoriale) nous ont été confiés par le CNEXO.
Les nodules de l'océan Indien ont été mis à notre disposition par L. Leclaire du Laboratoire de Géologie du Muséum. La localisation des prélèvements et la description de leur environnement ont déjà été publiées (cf. Leclaire et Perseil, 1979).

C. — Manganate Z-désordonné accessoire associé au manganate à 10 Å en voie de transformation

Les concentrations qui relèvent de ce type d'association sont peu connues. L'exemple le plus représentatif en est fourni par les nodules provenant du bassin angolais (— 4 219 m de profondeur) (campagne Walda, 1971, à bord du navire « Jean Charcot »). Il s'agit de nodules de petite taille (3 cm en moyenne de diamètre) et sans noyau. L'analyse chimique de ces nodules révèle entre 40 et 42 % de Mn, moins de 1 % en Fe et de très faibles teneurs en éléments de transition. La succession rythmique des phases, très caractéristiques dans les nodules polymétalliques, est totalement absente dans cette catégorie de nodules. Le constituant essentiel en concrétion massive présente une réflectance et une anisotropie assez proches de celles que l'on constate sur la birnessite des gisements pyrénéens ; très souvent, en section polie, on voit que les bords de certaines concrétions sont gris et moins anisotropes et sont constitués d'une fine enveloppe de birnessite Z-désordonnée. L'observation au microscope électronique nous permet de déceler la présence de nombreux microorganismes épigénisés (fig. 12). Le feuillet très fin du constituant principal est comparable à celui de la Na-busérite → Na-birnessite. Si ces nodules sont particulièrement riches en microorganismes épigénisés, ils sont par contre très pauvres en Ni et Cu ; c'est là une des raisons qui nous rendent très sceptiques quant au lien entre la richesse en éléments de transition et celle en micro-organismes que croient apercevoir Burns et Burns (1978).

Les feuillets les plus aérés de certaines concrétions des nodules Walda ont tendance à former une structure en nid d'abeille (fig. 12). L'observation en section polie des nodules du Pacifique (zone équatoriale) nous a donné l'occasion de découvrir des fragments de nodules riches en manganate à 10 Å, qui servent par la suite de noyau à d'autres concrétions ferro-manganésifères. Le manganate à 10 Å de ces fragments possède des caractères optiques assez proches de la birnessite et il est vraisemblable qu'un examen détaillé pourrait permettre de rattacher à ce type C bien d'autres types de nodules où la transformation du manganate à 10 Å en 7 Å a pu s'opérer.

Si les grands gisements n'enferment pas ce type d'association, il faut toutefois préciser que les gisements ferro-manganésifères les plus importants des Pyrénées [Rancié (Ariège) ; Canigou (Pyrénées orientales)] présentent souvent dans la zone d'oxydation des plaques brunes très tendres, constituées de très fins feuillets de birnessite qui résulte de la transformation du manganate à 10 Å.



Fig. 12. — a, b, et c, Microorganismes épigénisés en manganate à 10 Å dans les nodules Walda (bassin Angolais). d, Dans les microconcrétions des nodules Walda la cristallisation est meilleure vers la périphérie. e et f, Détail des feuillets dans la zone superficielle des nodules : e, agencement en nid d'abeille; f, les feuillets sont légèrement retournés comme dans les oxydes de Rancié (Ariège).

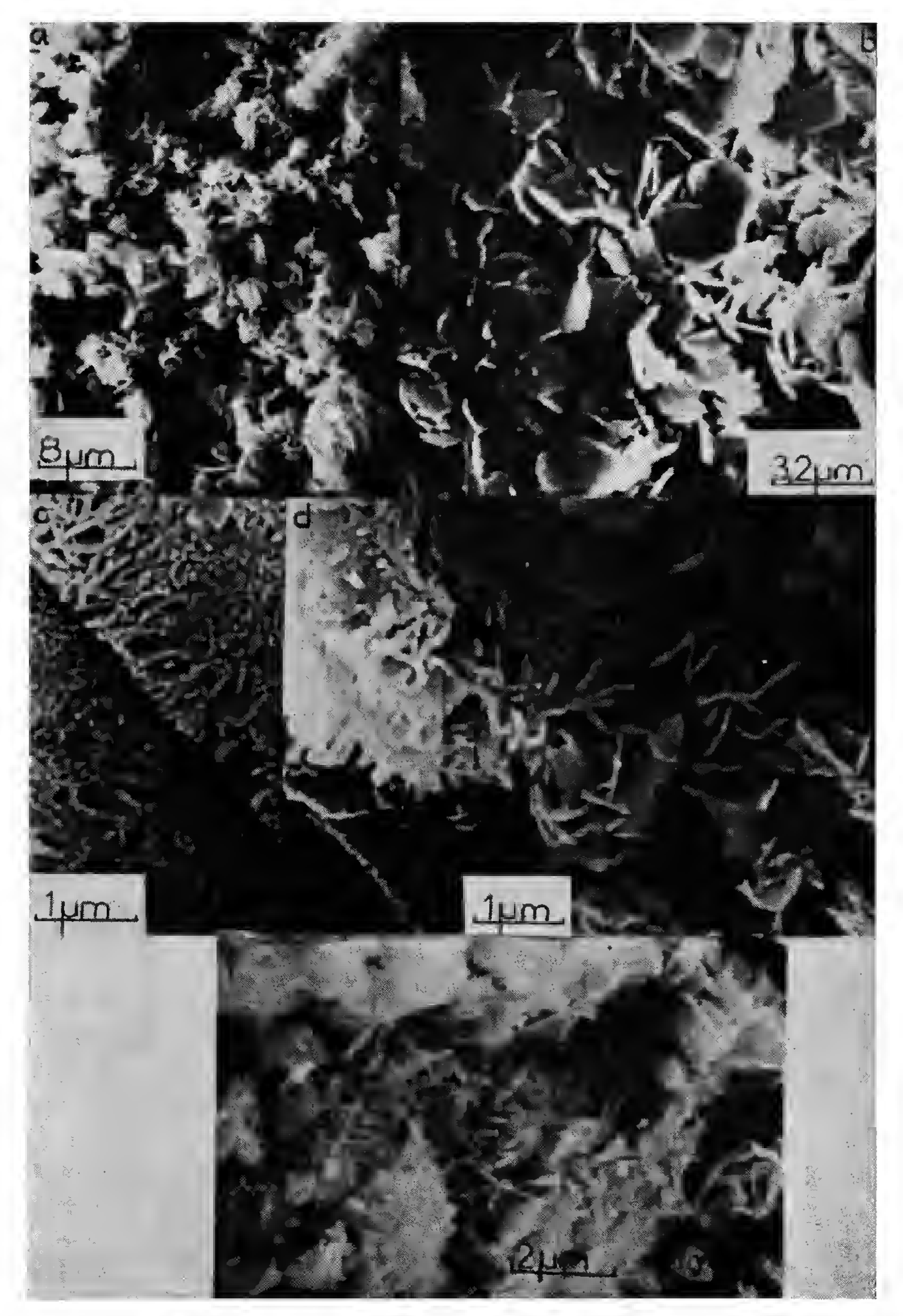


Fig. 13. — a et b, Lamelles de busérite en voie de transformation en birnessite (R. Giovanoli, 18.IX. 1975). c, d, e et f, Lamelles de manganate à 10 Å se transformant en manganate à 7 Å (birnessite), dans la zone superficielle des nodules Walda.

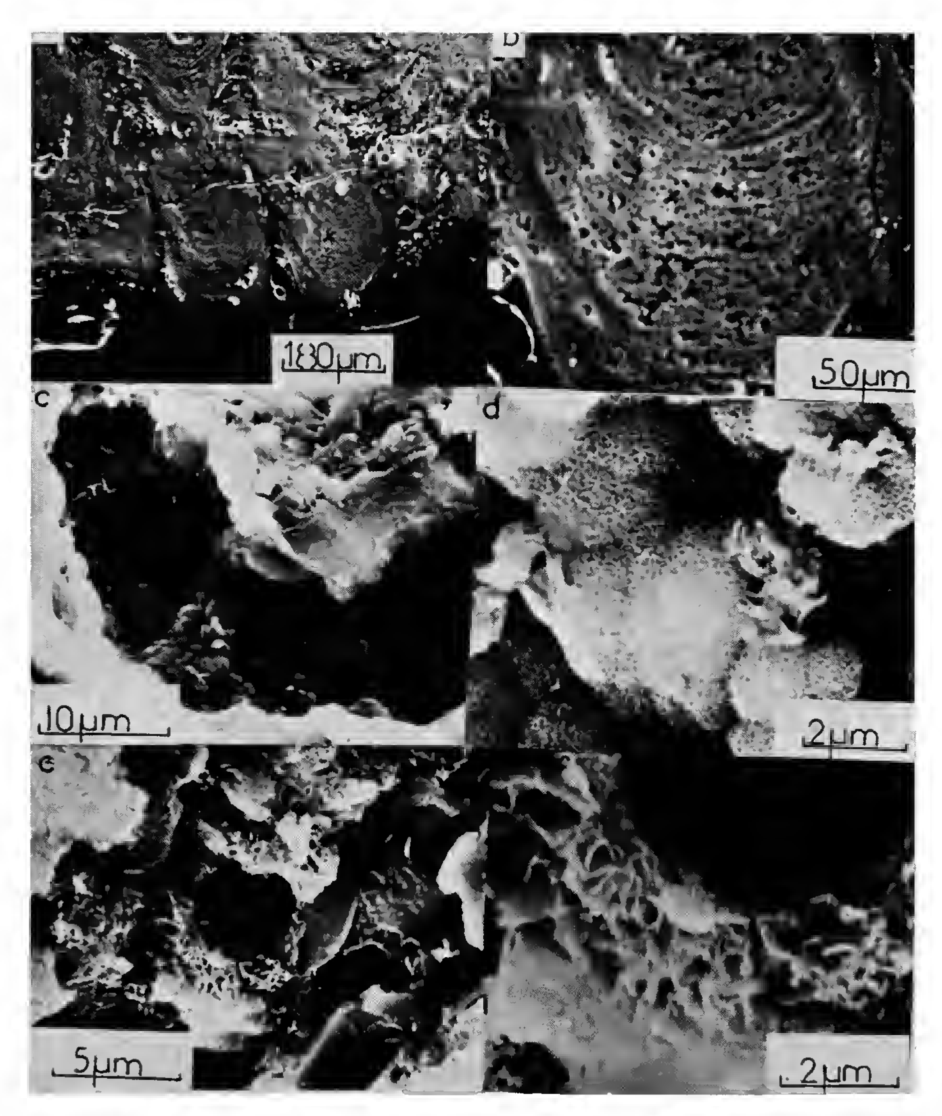


Fig. 14. — Aspects internes des microconcrétions de manganate Z-désordonné dans les nodules où cette phase est prédominante. a et b, En section polie on observe que les concrétions de manganate Z-désordonné représentent un vaste champ de vacuoles. c et d, Les vacuoles sont souvent tapissées de fines concrétions sur lesquelles la cristallisation s'amorce. e et f, Certaines vacuoles sont entourées de lamelles bien individualisées.

III. GRANDS GISEMENTS TERRESTRES

La fréquence et l'importance du manganate Z-désordonné, souvent associé au manganate à 10 Å, sont à ranger parmi les traits caractéristiques des concentrations océaniques. Si ces deux phases sont peu courantes dans la zone d'oxydation des grands gisements, la birnessite (le manganate à 7 Å) par contre y est familière. Cette grande différence minéralogique entre les concentrations océaniques et celles des zones d'oxydation terrestre est sans doute imputable en partie à la variation du pH dans les chapeaux d'oxydation, tandis que dans les bassins océaniques à nodules ferro-manganésifères le pH reste toujours supérieur à 7.

Généralement, dans les grands gisements terrestres, la birnessite évolue rapidement en γ-MnO_2 non sans laisser des traces (structures résiduelles). Dans quelques gisements — celui de la province d'Oriente (Cuba) par exemple — le manganate à 10 Å est associé à la manganite (γ-MnOOH). Cette évolution — comme du reste l'ensemble des paragenèses rencontrées dans ce gisement — doit être interprétée en tenant compte de l'évolution des conditions de gisement nettement plus réductrices ici que dans la plupart des autres gisements ferro-manganésifères.

Au cours de l'analyse minéralogique de la zone d'oxydation des gisements, nous pouvons reconnaître rapidement si la birnessite représente le premier produit de l'oxydation des silicates et carbonates manganésifères des protores (fig. 15), ou bien si elle est un oxyde primaire.

Le premier cas est celui de la plupart des grands gisements d'Afrique de l'Ouest à protore silicaté ou carboné ; le deuxième cas, moins fréquent et moins connu est celui des grès ferro-manganésifères ; le manganèse est soit présent en tant que constituant essentiel du ciment (sous forme d'oxyde), soit enfermé dans des passages carbonatés à l'intérieur d'une formation gréseuse. Dans cette dernière situation l'évolution du manganèse dans la zone d'oxydation sera comparable à celle des protores carbonatés ou silicatés ; lorsque le manganèse par contre est l'élément essentiel du ciment, il peut se manifester sous la forme de manganate à 7 Å (birnessite) et manganate à 10 Å.

Les concentrations ferro-manganésifères les plus représentatives de la catégorie des grès et conglomérats sont celles du Permo-Trias des massifs nord pyrénéens (Montels-Ariège). Le manganèse est cantonné ici dans un niveau conglomératique, pulvérulent et d'aspect caverneux, entre un grès fin et un conglomérat ferrugineux. Parmi les oxydes que l'on trouve dans le ciment, on note des grains de braunite, de fins feuillets de manganate à 10 Å à côté de la birnessite, ainsi que des concrétions de manganite en voie d'oxydation. L'évolution des oxydes dans ce type de concentration est à rapprocher de celle que nous avons signalée dans le gisement de Cuba, ainsi que de celle que nous analysons en ce moment dans une série de gisements plus ou moins liés au volcanisme, tel le gîte de Blafo-Gueto en Côte d'Ivoire.

La birnessite dans la zone d'oxydation

Les protores à carbonates et silicates manganésifères s'oxydent dans un premier temps en birnessite, ce qui explique la fréquence de cette phase dans la zone d'oxydation. Les

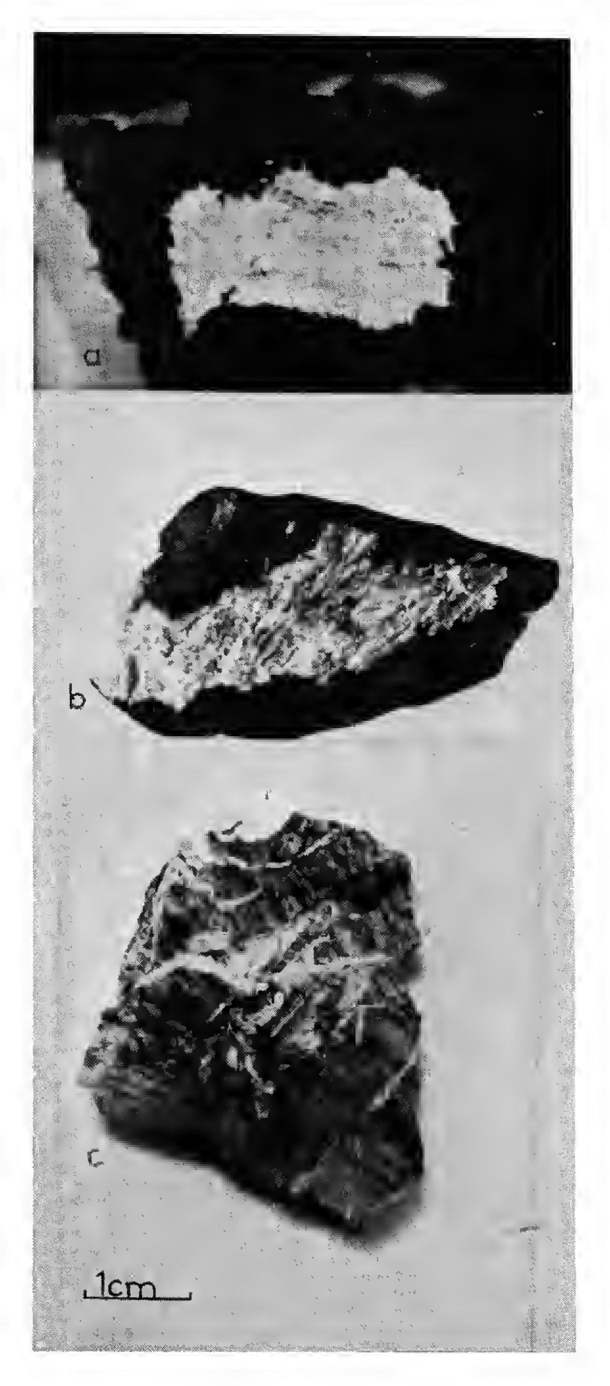


FIG. 15. — Birnessite issue de l'oxydation des protores maganésifères. a, Calcaire manganésifère dévonien (Pyrénées, Ariège). b, Schiste enrichi en carbonate manganésifère (Carpates, nord-est de la Roumanie). c, Veinules de rhodonite (Rhn) dans le calcaire dévonien des Pyrénées.

caractères optiques de cet oxyde et essentiellement sa forte anisotropie, aussi bien en lumière naturelle qu'entre nicols croisés, permettent une identification sûre en section polie (fig. 17). L'examen aux rayons X met en évidence la présence de quatre raies qui appartiennent toutes à la birnessite : 7,2 Å ; 3,6 Å ; 2,4 Å ; 1,4 Å.

Dans la plupart des grands gisements d'Afrique de l'Ouest, du Brésil, des Pyrénées, des Alpes et des Carpates, la birnessite évolue en γ-MnO_2 (nsutite). Les traces de manganate Z-désordonné dans ces gisements sont rares ; sa présence ne peut d'ailleurs être constatée qu'à l'aide de l'observation microscopique. Si l'on peut en effet observer sur les clichés aux rayons X une superposition des deux dernières raies de la birnessite et du manganate Z-désordonné, qui rend impossible la mise en évidence de cette dernière phase dans une association avec la birnessite, par contre la grande différence des caractères optiques permet toutefois de distinguer les deux phases, même dans des associations intimes.

L'oxydation des gisements des Pyrénées, des Alpes et des Carpates est moins avancée que celle des gisements africains et l'on trouve le manganate à 10 Å à côté de la birnessite — qui évolue généralement en nsutite (γ-MnO_2). C'est principalement dans ces gisements à évolution plus lente que les caractères essentiels de la birnessite sont plus discernables (fig. 17).

Les moindres variations dans les conditions de gisement se répercutent dans l'évolution des oxydes de manganèse dans une concentration. Le cas des gisements manganésifères des Hautes-Pyrénées a à cet égard valeur d'exemple :

a — *C'est dans les filons de quartz à rhodonite et rhodochrosite que se rencontrent les échantillons de birnessite les plus intéressants* ; ils représentent le premier produit d'oxydation (fig. 16 a) et il est en général possible d'isoler la birnessite.

b — *Dans le niveau du calcaire à rhodochrosite et friedélite, le phénomène d'oxydation semble plus complexe* (fig. 16 b) ; on peut suivre ainsi cette évolution à partir des îlots résiduels (R) vers les produits les plus oxygénés en A (nsutite), en passant par B où la birnessite se manifeste. Il est toutefois pratiquement impossible d'isoler les phases dans ce contexte. L'évolution de la birnessite en γ-MnO_2-nsutite et l'enrichissement en manganèse de la formation se confondent. On peut suivre sur les tableaux II et III cette évolution.

c — *Dans les formations siliceuses de la base du Carbonifère des mêmes gisements des Hautes-Pyrénées, on remarque sur la surface des fissures de ces roches imprégnées en oxydes de Mn* (fig. 16 c) *une association intime de manganate à 10 Å et de birnessite.* Les passages de ces formations les plus riches en oxydes de manganèse — là où l'imprégnation est plus importante — renferment des structures concrétionnées d'une association intime de birnessite et γ-MnO_2 (nsutite). La birnessite, dans ce contexte, garde toujours son pléochroïsme très fort (en section polie) mais entre nicols croisés son extinction est roulante.

Les recherches métallogéniques nous révèlent presque toujours la présence de telles variations dans l'évolution d'une phase à travers un gisement ; c'est pourquoi, outre une bonne connaissance des échantillons purs et de leur équivalent synthétique, il est de surcroît nécessaire, si l'on veut suivre l'histoire d'une concentration, d'approfondir les recherches sur les modifications que ces phases peuvent subir au cours de leur évolution lorsque les conditions de gisement varient.



Fig. 16. — a, L'oxydation des carbonates et silicates manganésifères en birnessite est plus avancée sur le long des fissures (filon de quartz à carbonates et rhodonite, Hautes-Pyrénées). b, Oxydation du calcaire recristallisé à rhodochrosite et friedélite (Hautes-Pyrénées). c, Imprégnation en oxydes de manganèse de la formation siliceuse de la base du Carbonifère (Hautes-Pyrénées).

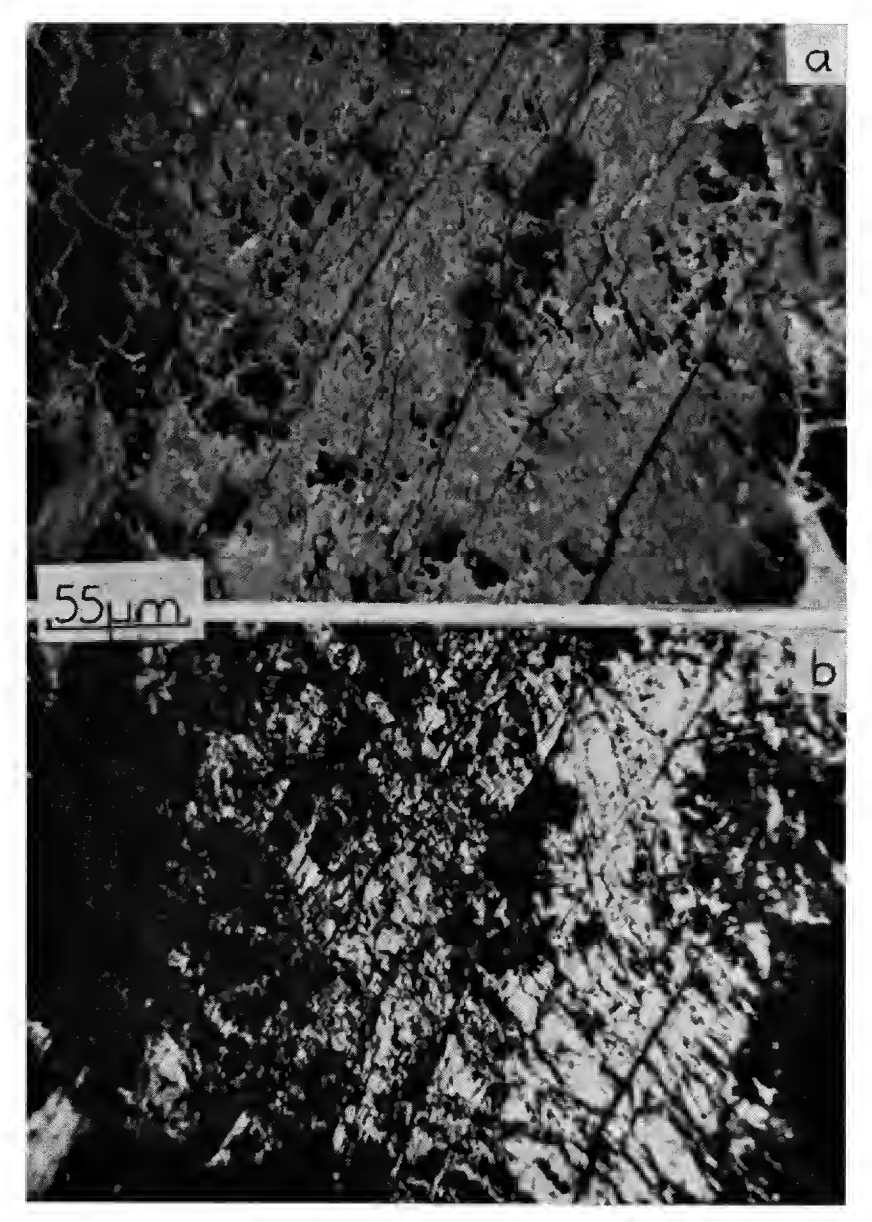


FIG. 17. — Section polie de la birnessite issue de l'oxydation de la rhodonite. a, L.N. b, Nicols croisés.

Tableau II. — Oxydation du calcaire recristallisé à rhodochrosite et friedélite.

A Partie supérieure (Ruban compact)		B Oxydes friables traversés par de fines veinules de gel de silice		C Oxydes vacuolaires friables au contact de R		R Ilots résiduels de friedélite et rhodochrosite	
I	d (Å)	I	d (Å)	I	d (Å)	I	d (Å)
						4	11,50
		4	7,23	10	7,23	7	7,15
10	4,00	8	4,06	6	4,06		
6	3,33			1	3,60	6	3,60
						10	2,82
2	2,56	1	2,64	1	2,67	10	2,56
8	2,41	6	2,45	5	2,44		
3	2,32	6	2,36			6	2,37
8	2,11	8	2,15	4	2,15	6	2,15
3	2,05					5	2,09
						5	1,97
						1	1,80
						1	1,73
		2	1,65	2	1,64	1	1,65

Tableau III. — Composition chimique des produits d'oxydation du calcaire recristallisé à rhodochrosite et friedélite.

	A Ruban compact	C Oxydes vacuolaires friables au contact de R
SiO_2	3,80	40,00
MnO_2	77,00	45,24
MnO	15,35	6,98
Al_2O_3	—	0,50
Fe_2O_3	—	1,00
MgO	0,50	0,70
CaO	0,20	0,30
H_2O	2,62	2,78
H_2O (à 105°C)	0,30	1,90

OUVRAGES CITÉS

ALLMANN, R., 1970. — Doppelschichtstrukturen mit brucitähnlichen Schichtionen [Me (II) $_{1-x}$ Me (III)$_x$ $(OH)_2]^{x+}$. *Chimia*, **24** (3) : 99-108.

ARRHENIUS, G., K. CHEUNG, S. CRANE, M. FISK, J. FRAZER, J. KORKISH, T. MELLIN, S. NAKAO, A. TSAI & G. WOLF, 1979. — Counterious in marine manganates. Colloque International du CNRS, nº 289 : 333-356.

BETEKHTIN, A. G., 1940. — The South-Urals manganese deposits as a source of raw material of the Magnitogorsk metalurgical combine. *Geologiceskij Institut (Moskva), Trudy*. (Previously : *Trudy Inst. geol. Nauk*) ser. rudn. mestoroschd., **30** (4).

BURNS, R. G., & V. M. BURNS, 1977. — Mineralogy. *In* : Marine manganese deposits. Chapter 7. Ed. G. P. Glasby, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. Oceanography Series, **15** : 185-248.

BURNS, R. G., & V. M. BURNS, 1979. — Manganese oxides. *In* : Marine minerals. Chapter 1. Mineralogical Society of America, Short Course Notes. Ed. R. G. Burns, Washington, D.C. **6** : 1-46.

BUSER, W., P. GRAF & W. FEITKNECHT, 1954. — Beitrag zur Kenntnis der Mangan (II) — manganite und des δ- MnO_2. *Helv. chim. Acta*, **37** (7) : 2322-2333.

BUSER, W., & P. GRAF, 1955. — Radiochemische Untersuchungen an Festkörpern III, Ionen- und Isotopenaustauschreaktionen an Mangandioxiden und Manganiten. *Helv. chim. Acta*, **38** (3) : 810-829.

BUSER, W., & P. GRAF, 1955. — Differenzierung von Mangan (II) — manganit und δ- MnO_2 durch Oberflächenmessung nach Brunauer-Emmet-Teller. *Helv. chim. Acta*, **38** (3) : 830-834.

BUSER, W., & A. GRÜTTER, 1956. — Ueber die Natur der Manganknollen. Schweiz. *Mineralog. Petrogr. Mitt.*, **36** : 49-62.

CHUKHROV, F. V., A. I. GORSHKOV, V. V. BERESOVSKAYA & A. V. SVITSOV, 1979. — Contributions to the mineralogy of authigenic manganese phases from marine manganese deposits. *Mineral. Deposita*, **14** : 249-261.

FEITKNECHT, W., 1933. — Die Struktur der basischen Salze zweiwertiger Metalle. *Helv. chim. Acta*, **16** : 427-459.

FEITKNECHT, W., & W., MARTI, 1945. — Ueber Manganite und künstlichen Braunstein. *Helv. chim. Acta*, **28** : 149-156.

FEITKNECHT, W., & W. BUSER, 1956. — Kennzeichnung fester Stoffe mit radioktiven Indikatoren. *Z. Elektrochem.*, **60** (8) : 789-796.

GIOVANOLI, R., 1969. — A simplified scheme for polymorphism in the manganese dioxides. *Chimia*, **23** (12) : 470-472.

GIOVANOLI, R., & E. STÄHLI, 1970. — Oxide und Oxidhydroxide des 3- und vierwertigen Mangans. *Chimia*, **24** (2) : 49-61.

GIOVANOLI, R., E. STÄHLI & W. FEITKNECHT, 1970. — Ueber die Oxidhydroxide des vierwertigen Mangans mit Schichtengitter. 1. Mitteilung : Natriummangan (II-III) manganat (IV). *Helv. chim. Acta*, **53** (2) : 209-220.

GIOVANOLI, R., W. FEITKNECHT & F. FISCHER, 1971. — Ueber Oxidhydroxide des vierwertigen Mangans mit Schichtengitter. 3. Mitteilung : Reduktion von Mangan (III)-manganat (IV) mit Zimtalkohol. *Helv. chim. Acta*, **54** (4) : 1112-1124.

GIOVANOLI, R., P. BÜRKI, M. GIUFFREDI & W. STUMM, 1975. — Layer structured manganese oxide hydroxides. IV : The buserite group ; structure stabilization by transition elements. *Chimia*, **29** (12) : 517-520.

GIOVANOLI, R., & R. BRÜTSCH, 1979. — Ueber die Oxidhydroxide des Mn (IV) mit Schichtengitter. 5. Mitteilung : Stöchiometrie, Austauschverhalten und die Rolle bei der Bildung von Tiefsee-Mangankonkretionen. *Chimia*, **33** (10) : 372-376.

GIOVANOLI, R., 1980. — On natural and synthetic manganese nodules. *In* : Geology and Geochemistry of Manganese. Ed. I. M. Varentsov. 25 th Int. Geol. Con., Symp. Sydney, Aug. 1976, **1** : 159-202. Schweizerbart, Stuttgart/Akademiai Kiadó, Budapest.

GIOVANOLI, R., 1980. — Vernadite is random-stacked birnessite. *Mineral Deposita*, **15** : 251-253.

HAÜY, R. J., 1801. — Traité de Minéralogie. Paris, Delance : 245 p.

JONES, J. P., & A. A. MILNE, 1956. — Birnessite, a new manganese oxide mineral from Aberdeenshire, Scotland. *Mineralog. Mag.*, (31) : 283-288.

LACROIX, A., 1910. — Minéralogie de la France. Blanchard, Paris : 4-25.

LECLAIRE, L., et E. A. PERSEIL, 1979. — Minéralogie, composition chimique et milieux de sédimentation de concrétions polymétalliques dans l'Océan Indien. Colloque International du CNRS, n° 289 : 23-27.

LEYMERIE, A., 1959. — Cours de Minéralogie. Paris, Masson.

MC MURDIE, H. F., & E. GOLOVATO, 1948. — Study of the modifications of manganese dioxide. *J. Res. natn. Bur. Stand.*, **41** : 589-600.

MARTI, W., 1944. — Ueber die Oxydation von Manganhydroxid und über höherwertige Oxide und Oxidhydrate des Mangans. *Dissertation, Anorganisch-Chemisches Institut der Universität Bern* : 1-125.

PERSEIL, E. A., & G. GRANDIN, 1978. — Évolution minéralogique du manganèse dans trois gisements d'Afrique de l'Ouest : Mokta, Tambao, Nsuta. *Mineral. Deposita*, **13** : 295-311.

SARKAR, P. B., & N. R. DHAR, 1922. — Bestimmung von Mangan durch Permanganat und Untersuchung verschiedener Manganite. *Z. Anorg.*, **121** : 135-155.

SEGOUFIN, S., L. LECLAIRE & D. CLOCCHIATTI, 1977. — Les structures du canal de Mozambique. Le problème de la ride de Davie. Communication à la séance spécialisée de la Soc. Géol. du Nord : « Apports récents à la Géologie du Gondwana », Lille, 8 décembre.

TUCHOLKE, B. E., & G. B. CARPENTIER, 1977. — Sediment distribution and cenozoic sedimentation patterns on the Agulhas Plateau. *Bull. geol. Soc. Am.*, **88** : 1337-1346.

STÄHLI, E., 1968. — Ueber Manganate (IV) mit Schichtenstruktur. *Dissertation, Anorganisch-Chemisches Institut der Universität Bern* : 1-198.

WADSLEY, A. D., 1950. — A hydrous manganese oxide with exchange properties. *J. Am. chem. Soc.*, **72** (4) : 1781-1784.

YAMAMOTO, N., T. ENDO, M. SHIMADA & T. TAKADA, 1974. — Single crystal growth of α-MnO_2. *Jap. J. appl. Phys.*, **13** (4) : 723-724.

YOSHIMURA, Y., 1934. — « Todorokite », a new manganese mineral from the Todoroki Mine Hokkaido. *Jap. J. Fac. Sci.*, Hokkaido, ser. IV, **2** (4) : 289-297.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section C, no 2 : 191-204.

Expériences de lessivage de poussières volcaniques récentes de la Soufrière de Guadeloupe (Petites-Antilles)

par Hélène Pascaline et Jean-Jacques Jérémie

Résumé. — Des expériences de lessivage de poussières volcaniques récentes de la Soufrière de Guadeloupe ont permis de définir une phase hydrothermale importante responsable des propriétés acquises par les eaux au cours des périodes éruptives et permettant d'expliquer la composition chimique de certaines eaux chaudes du pourtour du volcan.

Abstract. — Analysis of leachates of recent volcanic ash from the Soufrière of Guadeloupe suggest the presence of an important hydrothermal phase. The leachate material affects the chemical properties of waters during eruptive periods and explains the chemical composition of some hot waters around the volcano.

H. Pascaline et J. J. Jérémie, *Université Antilles-Guyane, UER Sciences exactes et naturelles, B.P. 592, 97167 Pointe-à-Pitre cedex.*

Introduction

Les manifestations éruptives de la Soufrière de la Guadeloupe se localisent sur et autour du dôme qui caractérise ce volcan. Ces manifestations sont de divers types et englobent :

— Des résurgences d'eaux chaudes dont les caractères physico-chimiques, isotopiques et hydrogéologiques ont permis de définir trois types distincts de circulation souterraine (Pascaline *et al.*, 1982) : les eaux à circulation peu profonde dans des pyroclastites récents peu soudés, à forte minéralisation et sous influence fumerollienne ; les émergences d'aquifères de nuées ardentes, à minéralisation moyenne ; les émergences d'aquifères peu profonds, à minéralisation faible due pour l'essentiel à la dissolution de gypse.

— Une activité fumerollienne soutenue dans les zones de faible résistance du massif (Jérémie, 1980*a*) et à flux de chaleur relativement élevés (Feuillard, 1976). Les émissions gazeuses se composent essentiellement de vapeur d'eau (99 %), mais on trouve également du dioxyde de carbone, de l'hydrogène sulfureux et du dioxyde de soufre ; les températures aux évents sont voisines de 100°C.

— Des éruptions phréatiques (une douzaine depuis 1645) principalement marquées par de nombreux séismes et trémors, des réjeux de fractures anciennes et des créations de nouvelles failles, des projections de poussières et de blocs rocheux, des recrudescences de l'activité fumerollienne et des formations de lahars. Ce type d'activité résulte d'un déséquilibre thermodynamique au niveau d'aquifères (Jérémie, 1980*b*) situés à des pro-

fondeurs variables. Ainsi, lors de la dernière crise de 1975-1977, ces divers phénomènes ont été bien observés et étudiés (Rapports IPG, 1976, 1977 ; Westercamp, 1976 ; Westercamp *et al.*, 1980). En particulier, les mises en place de poussières volcaniques ont été spectaculaires (Le Guern *et al.*, 1977).

Dans le but de poursuivre les travaux déjà entrepris quant à l'origine de la minéralisation des eaux de sources chaudes liées à l'activité du volcan (Pascaline, 1980 ; Benauges, 1981), des expériences de lessivage ont été effectuées sur les poussières projetées en août 1976 et retombées à Saint-Claude (échantillon du 15-VIII-1976 aimablement fourni par M. C. Ramassamy), ville située à 4 km au sud-ouest du dôme de la Soufrière.

LES POUSSIÈRES VOLCANIQUES

Les poussières volcaniques ont toujours constitué l'essentiel des produits solides émis lors des manifestations éruptives du volcan de la Soufrière de Guadeloupe pour sa période d'activité historique. C'est ainsi que les projections mises en place pour la crise phréa-

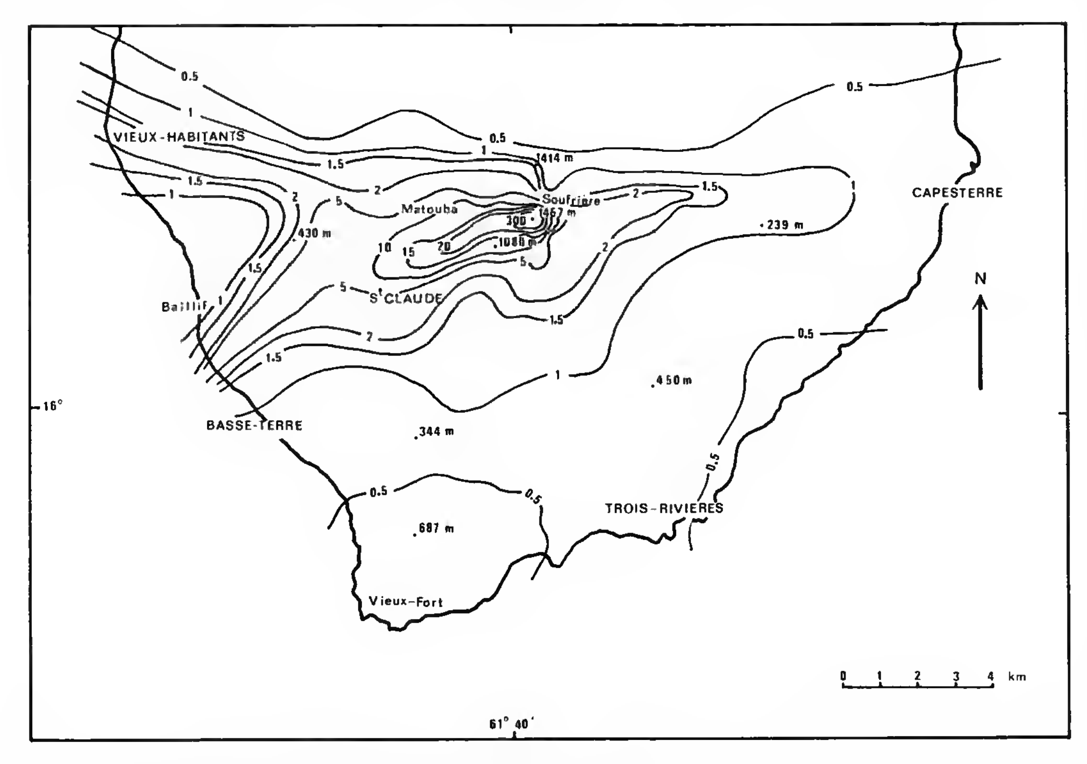


Fig. 1. — Isopaques des produits émis à la Soufrière de Guadeloupe lors de l'éruption de 1976-1977 (épaisseurs en cm) ; d'après Le Guern et Bernard (1977).

tique de 1976-1977 firent l'objet de nombreuses recherches visant à déterminer leurs propriétés, tant du point de vue de leur extension que de leurs caractères minéralogiques et physico-chimiques.

Les retombées de poussières sont principalement localisées à l'ouest du dôme de la Soufrière, en rapport avec la direction des vents dominants d'Est. La figure 1 précise la répartition et l'épaisseur des poussières déposées du 8 juillet 1976 au 5 mars 1977 (Le Guern *et al.*, 1977). Le volume total de ces retombées a été estimé à $10^6 m^3$ pour l'ensemble de la crise, et pour le seul épisode du 8 juillet 1976, date du début des manifestations de surface, à $0{,}6.10^6 m^3$. Les épaisseurs maximales enregistrées ont été supérieures à 30 cm au niveau du dôme, encore qu'elles correspondent à des valeurs sous-estimées compte tenu de l'importance de la pluviométrie pendant cette période et du transport par les eaux de ruissellement d'une proportion importante des éléments fins.

L'étude minéralogique de ces formations a révélé d'une part l'existence des minéraux types plus ou moins altérés de l'andésite de la région (plagioclases calciques, augites, hyperstènes et minéraux opaques) (Pascaline, 1980 ; Pascaline *et al.*, 1981) et, d'autre part, la présence en quantité non négligeable d'argiles et de minéraux hydrothermaux (pyrite, gypse, silice concrétionnée, alunogène). Les pourcentages relevés lors de l'examen de 10 échantillons (Jérémie *et al.*, 1982) ont donné les résultats suivants : andésite non altérée : 11 à 20 % ; andésite argellitisée : 42 à 50 % ; argile : 5 à 10 % ; gypse : 1 à 5 % ; pyrite : 5 à 10 %.

L'analyse chimique de ces poussières a fait l'objet d'une étude qui a tenu compte de la présence des minéraux hydrothermaux cités précédemment (Jérémie *et al.*, 1982) et qui a porté sur 10 échantillons ; les résultats obtenus ont conduit à une composition moyenne des poussières présentée au tableau I. Cette nouvelle approche a d'ailleurs permis non seulement de confirmer la présence de minéraux très solubles dans l'eau et contenus dans les poussières, mais également de quantifier cette importante phase hydrothermale (pyrite : 17,4 % de la masse de poussières ; gypse : 3,54 % ; alunogène 0,57 %).

Tableau I. — Composition moyenne des poussières étudiées.

	SiO_2	Al_2O_3	$Al_2(SO_4)_3$	Fe_2O_3*	FeS_2	MnO	MgO	$MgCl_2$
mg	265	57,76	2,85	25,95	86,98	0,32	13,50	1,92
%	53,00	11,55	0,57	5,19	17,40	0,06	2,70	0,38

	CaO	$CaSO_4$	Na_2O	NaCl	K_2O	TiO_2	P_2O_5	Total
mg	16,50	17,70	5,94	0,46	2,83	n.d.	n.d.	497,71
%	3,30	3,54	1,19	0,09	0,57	n.d.	n.d.	99,54

* Fe total (Fe S_2 exclus) exprimé sous forme de Fe_2O_3.

En conclusion, les résultats présentés concernant les poussières volcaniques liées à l'éruption phréatique de 1976-1977 mettent l'accent sur le caractère principal de ces produits issus d'une éruption purement phréatique, à savoir leurs compositions minéralogique et chimique particulières. Celles-ci font ressortir, en rapport avec la quantité et la qualité des minéraux d'altération présents, d'importants échanges entre l'eau, la roche, et les gaz volcaniques ; elles permettent de prévoir des modifications appréciables non seulement de la nature des sols sur lesquels ces produits fins se seront déposés, mais également de la composition des eaux circulant au sein de telles formations.

EXPÉRIENCES DE LESSIVAGE

Méthodologie

Compte tenu de ces derniers résultats, un certain nombre d'expériences de lessivage des poussières étudiées ont été effectuées dans le but, outre de confirmer et préciser des données déjà obtenues (Lacroix, 1904 ; Rapport IPG, 1977), mais également de connaître l'évolution de la minéralisation des eaux de lixiviation en fonction de plusieurs paramètres tels que la masse de poussières lessivées, la température des eaux de lessivage, la durée du lessivage, le nombre de lessivages successifs et la nature des produits lessivés.

L'appareillage utilisé se compose d'une batterie de quatre extracteurs de type Soxhlet comprenant chacun : un chauffe-ballon réglable en température, un ballon, un tube extrac-

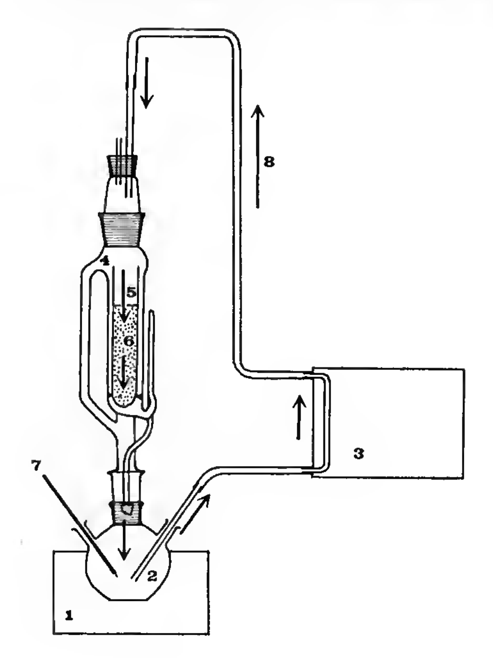


Fig. 2. — Représentation schématique de l'appareillage utilisé pour les expériences de lessivage : 1, chauffe-ballon ; 2, ballon ; 3, pompe péristaltique ; 4, tube extracteur ; 5, cartouche ; 6, poussières étudiées ; 7, sonde de mesure (pH, température, conductivité) ; 8, circuit de l'eau de lessivage.

teur destiné à recevoir des cartouches poreuses en cellulose contenant les poussières étudiées. Ce système a été alimenté en circuit fermé par 500 ml d'eau bidistillée à l'aide d'une pompe péristaltique à débit variable (fig. 2). Un débit de 30 ml/mn a été retenu pour cette étude.

Les eaux de lessivage recueillies ont fait l'objet d'un certain nombre de déterminations physico-chimiques à savoir : la mesure en continu des températures, le suivi régulier de l'évolution du pH et de la conductivité, la recherche et l'évaluation des principaux cations et anions ainsi que de la silice.

Les analyses chimiques ont été effectuées au Laboratoire de Géochimie-Volcanologie du Centre Universitaire Antilles-Guyane : par absorption atomique en ce qui concerne les cations (Ca^{++}, Mg^{++}, Na^{+}, K^{+}, Fe^{++}, Mn^{++}, Al^{3+}) ; par spectrométrie Ultraviolette — Visible pour les anions (SO_4^{--}, Cl^{-}, HCO_3^{-}, CO_3^{--}) ; par titrimétrie pour la silice.

Le lessivage d'une cartouche vide a permis en outre de vérifier la nullité des apports issus de l'appareillage utilisé.

Résultats

1. Rôle de la nature des poussières lessivées

Dans un premier temps, il a semblé nécessaire de comparer les eaux issues de la lixiviation de poussières résultant de deux types d'éruptions différents ; c'est ainsi que des lessivages de poussières provenant, d'une part, de la crise phréato-magmatique de la Soufrière de Saint-Vincent en avril 1979 (Jérémie *et al.*, 1979) et, d'autre part, de l'épisode phréatique du 15 août 1976 à la Soufrière de Guadeloupe, ont été réalisés. Les résultats obtenus sont reportés sur le tableau II. Ils correspondent à des lessivages d'une durée de cinq heures, de 50 g de produits et à la température de 25°C. Il apparaît que les eaux recueillies sont de types très différents :

Tableau II. — Résultats d'analyses des eaux après lessivage des poussières de la Soufrière de Guadeloupe (S-G) et de la Soufrière de Saint-Vincent (S-S-V). (Durée de lessivage, 5 heures ; masse de poussières lessivées, 50 g.) (Résultats en méq/l, SiO_2 en mg/l, conductivité C en µS/cm.)

	t°C	pH	C	Ca	Mg	Na	K	Mn	Fe	Al	SO_4	Cl	Σ	SiO_2
S-G	25	3,9	3 400	31,7	8,1	1,2	0,13	0,43	0,19	8,6	40,0	9,5	99,85	11,8
S-S-V	25	5,6	600	1,8	1,0	1,8	0,11	0,14	0,00	0,0	2,3	2,3	9,45	6,5

Dans le cas des téphras d'origine phréato-magmatique, on note les caractères suivants :

— l'existence de valeurs de pH (5,6) proches de celle du témoin (6,0) ;

— des conductivités relativement faibles (600 µS/cm) ;

— une faible minéralisation totale avec une prépondérance des ions calcium, sodium, magnésium, sulfates et chlorures.

Ces résultats sont en concordance avec ceux obtenus pour les poussières rejetées lors de l'éruption phréato-magmatique du mont St-Helens en 1980 (Fruchter *et al.*, 1980 ; Taylor *et al.*, 1980).

Dans l'autre cas, correspondant au lessivage des poussières provenant d'une manifestation exclusivement phréatique, on observe, par contre :

— une acidité marquée des eaux (pH = 3,9) ;

— des valeurs de conductivité élevées (de l'ordre de 3 500 µS/cm) ;

— une minéralisation importante (plus de dix fois supérieure à la précédente), essentiellement liée à de fortes teneurs en calcium et en sulfates ;

— la présence d'ions aluminium en quantité non négligeable, en rapport avec les valeurs de pH obtenues (Sarazin, 1978).

Il apparaît donc, en comparant ces deux résultats, que les poussières provenant d'éruptions exclusivement phréatiques sont particulières du fait qu'elles contiennent une quantité importante de minéraux facilement solubles dans l'eau.

Le simple lessivage de ces minéraux hydrothermaux engendre des eaux dont la composition est proche de celles des eaux de sources chaudes que l'on trouve en général au proche voisinage de système volcanique de type Soufrière (Bath, 1977 ; Pascaline, 1980). Ces volcans sont, en effet, caractérisés par des dégagements continus de gaz acides sulfureux.

En ce qui concerne les poussières d'origine phréato-magmatique, on constate qu'elles fournissent des eaux de lessivage de nature intermédiaire, situées entre les précédentes et celles circulant dans les roches de type andésitique (Ellis *et al.*, 1964, 1967 ; Garrels, 1967).

On peut ainsi penser que les proportions d'éléments provenant de la phase hydrothermale contenue dans des poussières issues de système volcanique du type Soufrière sont en rapport étroit avec les caractères propres d'un épisode déterminé d'une crise volcanique (Jérémie *et al.*, à paraître).

2. Rôle de la masse de poussières lessivées

Les expériences, réalisées uniquement sur les poussières émises par la Soufrière de Guadeloupe, ont eu pour but de mettre en évidence l'évolution des paramètres considérés dans le cadre de ce travail en fonction de la quantité de matériau lessivé. Les masses retenues pour cette étude, fonction de la capacité des cartouches utilisées (25 g, 50 g, 75g, 100 g), ont été lessivées pendant deux heures à la température constante de 25°C. Les résultats des mesures physico-chimiques réalisées sur les eaux recueillies figurent sur le tableau III et ont été reportés sur la figure 3.

On constate que la minéralisation globale évolue régulièrement en fonction des masses de poussières lessivées et on notera à nouveau la prédominance dans tous les cas des ions sulfates, calcium, chlorures, magnésium et aluminium.

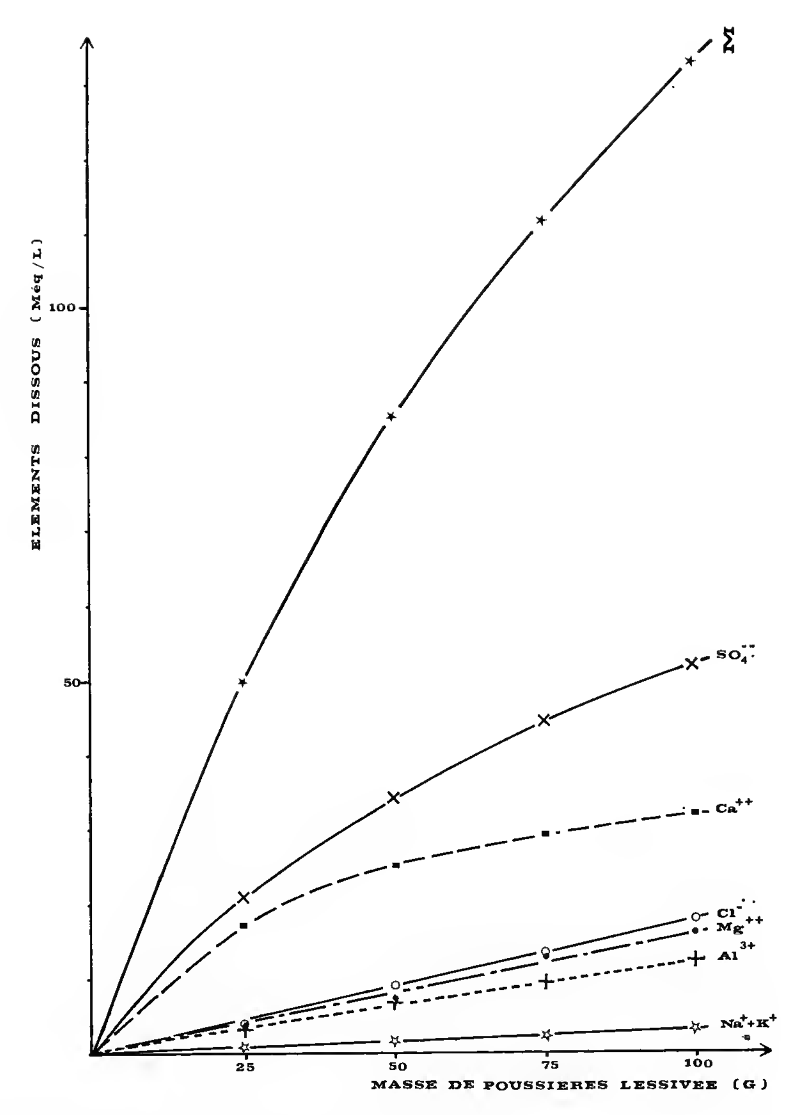


FIG. 3. — Évolution des teneurs en constituants majeurs dissous en fonction de la masse de poussières lessivée.

3. Rôle de la température du lessivage

Afin de déterminer l'influence de la température sur la mise en solution des éléments solubles des poussières volcaniques, des expériences de lessivage ont été entreprises avec les eaux dont les températures furent comprises entre 25°C et 80°C. Les résultats d'analyses des eaux de lixiviation, qui sont reportées sur le tableau IV, proviennent du lessivage de

Tableau III. — Résultats d'analyses des eaux de lixiviation en fonction de la masse de poussières lessivées pendant une durée de deux heures. (Résultats en méq/l, SiO_2 en mg/l, conductivité C en μS/cm.)

Masse lessivée (g)	t°C	pH	C	Ca	Mg	Na	K	Mn	Fe	Al	SO_4	Cl	Σ	SiO_2
25	25	3,9	2 450	17,4	4,0	0,8	0,03	0,41	0,07	3,0	20,9	3,7	50,31	2,9
50	25	3,7	3 300	25,1	7,5	1,7	0,08	0,43	0,13	7,2	34,3	9,2	85,64	5,6
75	25	3,6	4 300	28,8	12,8	1,6	0,05	1,17	0,16	9,2	44,0	13,5	111,28	10,0
100	25	3,3	5 200	31,9	15,6	2,6	0,20	0,75	0,27	11,7	52,0	17,5	132,52	12,1

Tableau IV. — Résultats d'analyses des eaux de lixiviation en fonction de la température. (Durée de lessivage, 5 heures ; masse de poussières lessivées, 50 g.) (Résultats en méq/l, SiO_2 en mg/l, conductivité C en μS/cm.)

t°C	pH	C	Ca	Mg	Na	K	Mn	Fe	Al	SO_4	Cl	Σ	SiO_2
25	3,9	3 800	31,7	8,1	1,2	0,13	0,43	0,19	8,6	40,0	9,5	90,85	11,8
40	3,6	4 000	31,9	7,8	1,4	0,08	0,44	0,39	7,8	40,1	10,3	100,21	28,4
60	3,4	4 600	31,4	7,5	1,2	0,06	0,43	0,57	8,5	40,0	9,8	99,46	47,2
80	3,2	5 000	31,7	8,3	1,5	0,07	0,44	0,72	7,6	40,8	10,0	101,05	63,6

50 g de poussières pendant cinq heures par des eaux portées aux températures de 25°C, 40°C, 60°C, et 80°C.

Il apparaît que la température des eaux n'intervient pratiquement pas sur la mise en solution des principaux éléments ; cependant, on note une augmentation des teneurs en fer et en silice, ainsi qu'un accroissement de la conductivité et de l'acidité des eaux avec celui de la température (fig. 4) ; en ce qui concerne la silice, ces résultats sont en accord avec les conclusions de Fournier *et al.* (1966). De plus, on peut penser que l'augmentation de la conductivité et des teneurs en fer avec la température est liée à la croissance de l'acidité, elle-même en rapport avec les taux de silice constatés. On remarquera, en outre, la présence de silice amorphe dans les eaux de lessivage dont la température est égale à 80°C.

Quant aux autres éléments, il apparaît, comme on le verra plus loin, qu'ils figurent à des concentrations maximales dans les eaux de lessivage obtenues dans les conditions de ces expériences.

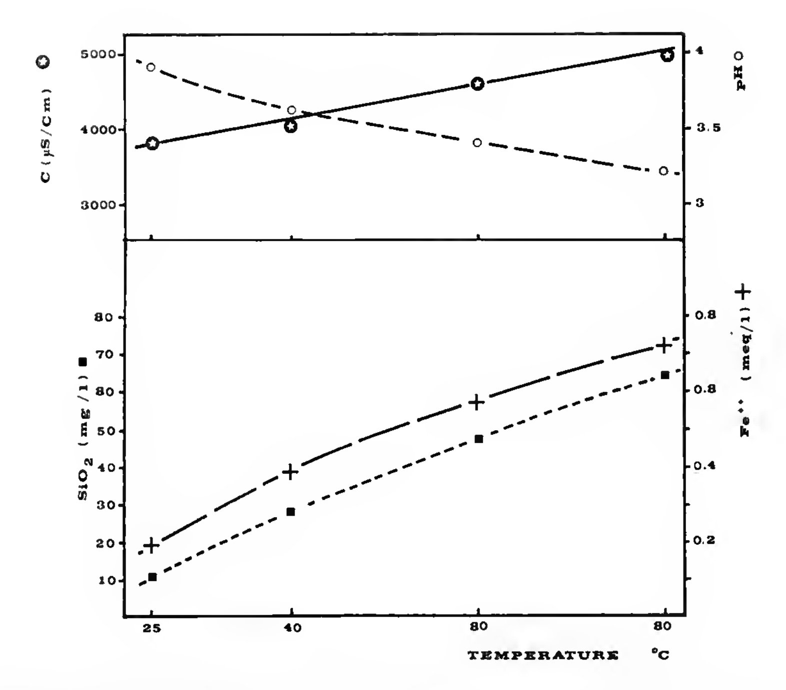


Fig. 4. — Évolution des valeurs de pH, de conductivité et des teneurs en silice et en fer dissous en fonction de la température de lessivage.

4. Rôle de la durée de lessivage

Les résultats obtenus précédemment ont conduit à ne retenir pour l'étude du rôle de la durée de lessivage que des masses de poussières égales à 50 g et des températures de passage de l'eau voisines de 25°C.

Dans un premier temps, l'étude a porté sur l'évolution de la minéralisation des eaux en fonction de la durée du lessivage d'échantillons de poussières fraîches. Les 500 ml d'eau circulant en circuit fermé à travers ces poussières l'ont été au débit constant de 30 ml/minute. Les durées retenues pour ces expériences furent les suivantes : deux minutes, trente minutes, une heure, deux heures, trois heures, quatre heures et cinq heures. Les résultats obtenus (tabl. V) mettent en évidence deux dynamiques distinctes selon les ions considérés :

— Dans le cas des alcalins (Na et K), de l'aluminium et des chlorures, la libération est immédiate ; on obtient, en effet, dès le premier lessivage d'une durée de 2 minutes des teneurs qui n'évoluent pas avec la durée de passage des eaux au sein des poussières.

— En revanche, les autres éléments sont entraînés progressivement et justifient en cela l'évolution de la conductivité.

Le report des valeurs obtenues sur le graphique de la figure 5 fait ressortir, en outre, deux types d'évolution différents : l'une, parallèlement à la conductivité, concerne les

Tableau V. — Résultats d'analyses des eaux de lessivage en fonction de la durée de lessivage. (Masse de poussières, 50 g.) (Résultats en méq/l, SiO_2 en mg/l, conductivité C en µS/cm.)

Durée	t°C	pH	C	Ca	Mg	Na	K	Mn	Fe	Al	SO_4	Cl	Σ	SiO_2
2 mn	25	4,2	1 700	2,5	6,5	1,3	0,05	0,37	0,06	7,5	10,0	9,2	37,48	0,8
30 mn	25	4,0	2 500	13,1	7,5	1,4	0,08	0,37	0,09	7,7	24,2	9,3	63,74	2,4
1 h	25	3,8	2 800	19,9	6,8	1,7	0,11	0,39	0,11	7,6	28,3	9,6	75,01	3,6
2 h	25	3,7	3 300	25,1	7,5	1,7	0,08	0,43	0,13	7,2	34,3	9,2	85,64	5,6
3 h	25	3,8	3 550	28,3	7,7	1,2	0,10	0,41	0,16	7,9	37,2	9,6	92,57	7,7
4 h	25	3,8	3 700	30,1	7,8	1,5	0,08	0,39	0,17	8,0	39,1	9,5	96,64	9,7
5 h	25	3,9	3 800	31,7	8,1	1,2	0,13	0,43	0,19	8,6	40,0	9,5	99,85	11,8

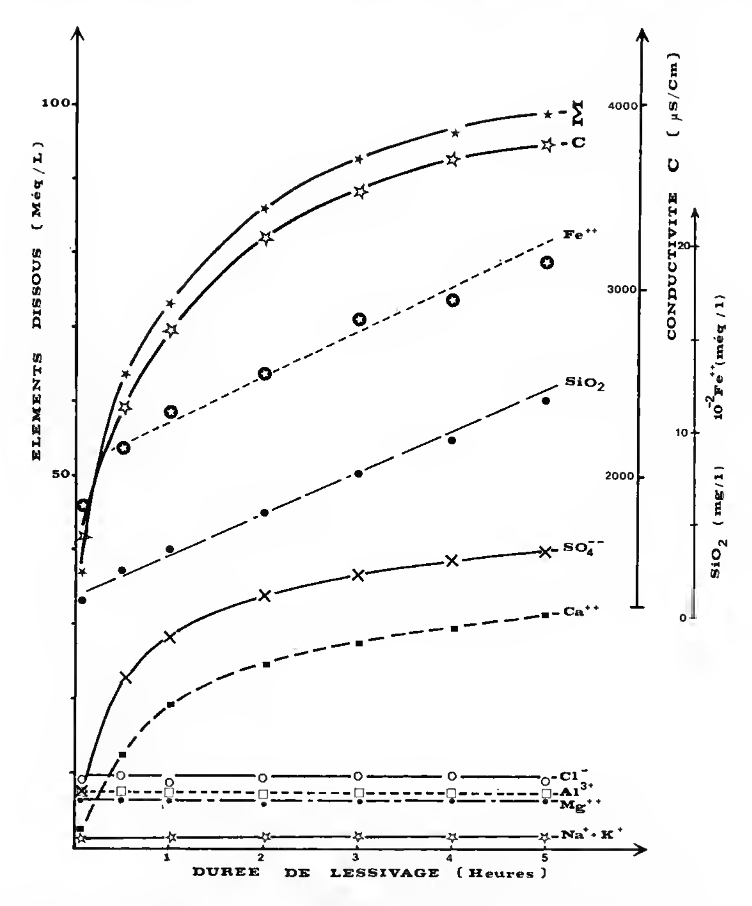


Fig. 5. — Évolution des teneurs en constituants majeurs dissous et de la conductivité des eaux de lixiviation en fonction de la durée du lessivage.

ions sulfates et calcium et montre que les vitesses de libération de ces ions diminuent lorsque la durée de lessivage atteint approximativement deux heures ; ce phénomène est vraisemblablement lié à l'approche de l'état de saturation des eaux de lessivage en ces éléments ; dans l'autre cas, pour le fer et la silice, la mise en solution se fait de façon plus régulière, pratiquement linéaire, en rapport avec leurs faibles teneurs ; l'équilibre entre les minéraux concernés par ces éléments et les eaux de lessivage étant loin d'être atteint.

TABLEAU VI. — Composition relative des eaux de lixiviation pour cinq séries (1 à 5) de lessivages successifs d'un unique échantillon de 50 g de poussières (renouvellement de l'eau toutes les cinq heures).

ÉLÉMENTS	NUMÉRO DE LESSIVAGE 1	2	3	4	5	TOTAL DISSOUS (méq/l)
Cl^-	90 %	6,5 %	1,2 %	1,0 %	1,4 %	11,12
SO_4^{--}	47,2 %	31,2 %	13,4 %	5,9 %	2,4 %	84,82
Ca^{++}	49,3 %	28,8 %	13,7 %	7,4 %	1,6 %	64,74
Mg^{++}	81,1 %	13,1 %	3,8 %	0,9 %	1,1 %	10,04
Al^{3+}	68,1 %	20,8 %	6,6 %	3,6 %	0,9 %	12,56

Compte tenu de ces observations, plus particulièrement celles concernant les ions SO_4^{--} et Ca^{++} qui constituent en fait, après deux heures de lessivage, l'apport essentiel des poussières lessivées (70 %), il a semblé nécessaire de connaître la totalité des espèces majeures fournies par 50 g de poussières. C'est ainsi qu'une série de cinq lessivages successifs ont porté sur un même échantillon en renouvelant les 500 ml d'eau toutes les cinq heures, ceci de façon à s'affranchir des réactions intervenant à l'approche de la saturation ; les résultats d'analyse sont reportés sur le tableau VI. Le cumul des valeurs obtenues pour chacun des principaux éléments a été effectué et représenté sur la figure 6 ; on note les principaux faits suivants :

— la prédominance déjà constatée des ions SO_4^{--} et Ca^{++} qui correspondent respectivement à 45,3 % et 34,5 % de la somme des ions fournis par les 50 g de poussières ;

— la libération rapide des éléments ; en effet, les pourcentages obtenus, par rapport au total relevé pour chacun d'eux, sont, après le deuxième lessivage, de 78 % pour le calcium et les sulfates, 88 % pour l'aluminium, 94 % pour le magnésium et 96 % pour les chlorures. On constate, en outre, que dès le premier lessivage, 90 % des chlorures et 81 % du magnésium sont déjà entraînés.

Ces derniers résultats mettent en évidence la présence, dans les poussières, de minéraux très rapidement solubles dans les eaux de lixiviation, minéraux déjà reconnus par ailleurs : $CaSO_4$, $Al_2(SO_4)_3$, $MgCl_2$ (JÉRÉMIE *et al.*, 1982).

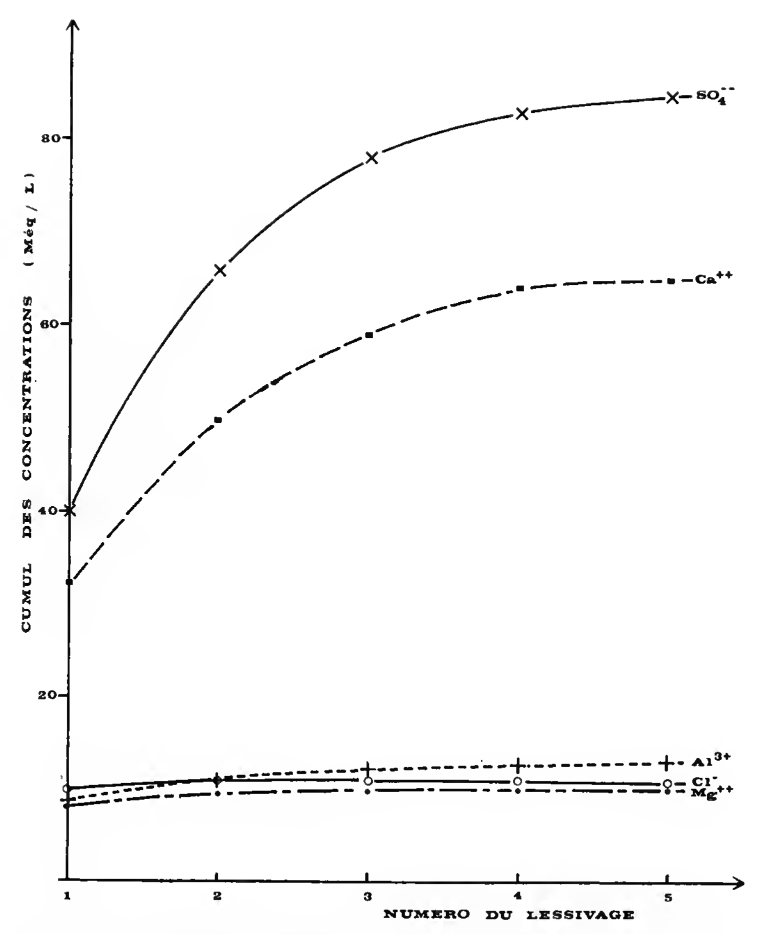


Fig. 6. — Représentation du cumul des espèces majeures dissoutes pour cinq lessivages successifs, de cinq heures chacun, d'un même échantillon.

CONCLUSION ET DISCUSSION

Les projections de poussières qui caractérisent les volcans des Petites-Antilles lors des éruptions phréatiques ou phréato-magmatiques apparaissent généralement au début des manifestations anormales de surface. L'étude précise de ces produits peut le plus souvent permettre de connaître les origines et les causes possibles de ces téphras. Les expériences de lessivage entreprises dans ce travail ont bien montré comment la présence de minéraux solubles dans les « cendres » peut contribuer à caractériser une éruption volcanique. Il apparaît, en effet, que les produits fins provenant d'une éruption de type phréato-magmatique, telle celle de la Soufrière de Saint-Vincent en avril 1979, sont fondamentale-

ment différents de ceux mis en place lors des manifestations exclusivement phréatiques. Cette différence tient de l'origine et des caractéristiques minéralogiques des poussières rejetées. Dans le cas des éruptions phréatiques, la présence d'une phase hydrothermale importante marque les éléments fins éjectés et témoigne du degré d'intensité, le plus souvent élevé, de l'altération hydrothermale au lieu d'origine du phénomène hydrodynamique donnant naissance à un épisode déterminé d'une crise phréatique donnée. Les éruptions phréato-magmatiques au contraire, caractérisées principalement par l'apparition de laves fraîches, n'induisent, lors des phénomènes explosifs, que des rejets de poussières peu ou pas souillées par une phase hydrothermale éventuellement présente en profondeur, voire en surface. C'est essentiellement cette phase minéralogique hydrothermale, par sa composante soluble dans l'eau, qui confère aux eaux de lessivage les caractères physico-chimiques observés.

Dans le cas précis de la Soufrière de Guadeloupe, le gypse principalement et, à un degré moindre, $Al_2(SO_4)_3$ et $MgCl_2$ sont à l'origine des propriétés particulières observées lors de l'examen des eaux de lessivage des poussières provenant de l'éruption phréatique de 1976-1977. Ces mêmes caractères physico-chimiques se retrouvent partiellement dans les eaux de certaines sources chaudes situées à proximité immédiate du volcan ; c'est le cas de la source sulfatée-calcique des Bains Chauds du Matouba (41,7 % Ca, 45,6 % SO_4), à l'ouest du dôme, de la source du Carbet située à la base du dôme de la Soufrière et au niveau de la zone fumerollienne du nord-est (pH = 3, 48 % SO_4^{--}, 28 % Al^{3+}, 16 % Ca^{++}), et des sources du Carbet et du Galion, avec 30 % environ de sulfates, dont les eaux circulent dans les pyroclastites récents émis par le volcan et situées respectivement au nord-est et au sud du dôme.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bath, A. H., 1977. — Chemical interaction in a geothermal system in St. Lucia, West-Indies. Second International Symposium on water-rock interaction, Strasbourg.

Benauges, S., 1981. — Étude géochimique et isotopique des eaux de sources chaudes, sources froides et rivières du massif de la Soufrière de Guadeloupe. Thèse 3e cycle, Paris.

Ellis, A. J., & W. A. J. Mahon, 1964. — Natural hydrothermal systems and experimental hot-water interactions. *Geochim. cosmochim. Acta*, **28** : 1323-1357.

Ellis, A. J., & W. A. J. Mahon, 1967. — *Ibid.*, **31** : 519-538.

Feuillard, M., 1976. — Études thermiques à la Soufrière de Guadeloupe. *Bulletin volcan.*, **36** (2) : 259-281.

Fournier, R. O., & J. J. Rowe, 1966. — Estimation of underground temperatures from the silica content of water from hot springs and wet-stream wells. *Am. J. Sci.*, **264** : 685-697.

Fruchter, J. S., 1980. — Composition of the Mount St. Helens ash fall in the Moscow-Pullman area on 18 may 1980. *Science*, **209** : 1116-1125.

Garrels, R. M., 1967. — Genesis of some waters from igneous rocks. *Res. Geochim.*, **2** : 405-420.

Jérémie, J.-J., 1980*a*. — Mécanisme des éruptions phréatiques de la Soufrière de Guadeloupe ; proposition d'un modèle hydrodynamique. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **290** : 507-510.

— 1980*b*. — Age de certaines formations pyroclastiques du volcanisme quaternaire de la

Basse-Terre de Guadeloupe, Petites Antilles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **290** : 843-846.

Jérémie, J.-J., & J. R. Bonneton, 1979. — L'éruption volcanique de la Soufrière de St. Vincent en avril 1979 ; proposition d'un modèle de fonctionnement du volcan. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **289** : 265-268.

Jérémie, J.-J., & H. Pascaline, 1982. — Résultats nouveaux concernant la composition chimique des poussières volcaniques récentes émises par la Soufrière de Guadeloupe. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **294,** II : 1381-1386.

Lacroix, A., 1904. — La Montagne Pelée et ses éruptions. Masson, Paris : 662 p.

Le Guern, F., & A. Bernard, 1977. — Soufrière de Guadeloupe, éruption de 1976-1977. Rapport non publié.

Pascaline, H., 1980. — Géochimie des roches et des eaux de sources chaudes du massif de la Soufrière de Guadeloupe. Thèse 3e cycle, Orsay.

Pascaline, H., & J.-J. Jérémie, 1981. — Caractéristiques pétrographiques du massif de la Soufrière de Guadeloupe, Petites Antilles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **292**, II : 1221-1224.

Pascaline, H., *et al.*, 1982. — Hydrochimie et circulation des eaux de sources chaudes du massif de la Soufrière, Guadeloupe. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **4**, C, (3-4) : 137-155.

Rapport IPG, Paris, 1976. — Observations Volcanologiques.

— 1977. — Observations Volcanologiques.

Sarazin, G., 1978. — Multivariable correllation method for calculation of magmatic rock weathering budget. *Geochim. cosmochim. Acta*, **12** : 107-113.

Taylor, H. E., & F. E. Lichte, 1980. — Chemical composition of mount St. Helens volcanic ash. *Geophys. Res. Lett.*, 7, **11** : 949-952.

Westercamp, D., 1976. — Eruptive dynamisms and zoning of volcanic risks in the Soufrière, Guadeloupe. Rapport BRGM nº 76 ANT. 26 : 19 p.

Westercamp, D., & H. Tazieff, 1980. — Martinique, Guadeloupe, St. Martin, la Désirade. Guides géologiques régionaux, Masson éd.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section C, n° 2 : 205-212.

La place des Scolécodontes dispersés (Annélides) dans le peuplement des mers au Paléozoïque

par Philippe Taugourdeau

Résumé. — Exposé et discussion des données quantitatives de l'évolution des Scolécodontes dispersés. Mise en évidence du parallélisme de cette évolution et des grandes crises de l'histoire de la Terre au Primaire, ainsi que de l'importance du groupe dans le peuplement des mers anciennes.

Abstract. — Statement and discussion of quantitative data about evolution of dispersed Scolecodonts. Parallelism between this evolution and major crisis of the Earth story during Paleozoic times is revealed, likewise importance of this group in the stocking of old seas.

Ph. Taugourdeau, *Laboratoire de Micropaléontologie de l'ÉPHÉ, Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, associé au CNRS (L.A. 12), 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Nous présentons ici quelques faits ayant trait à l'évolution des Scolécodontes dispersés face aux crises de l'histoire de la Terre. Précisons d'abord que nous nous sommes limités aux Scolécodontes « dispersés » malgré le fait que leur classification artificielle entache les interprétations biologiques que l'on peut être tenté de faire ; les « assemblages » de Scolécodontes seraient certes plus appropriés puisque les genres et les espèces sont plus naturels mais, malheureusement, ces trouvailles sont bien trop rares pour permettre une reconstitution de phylum et, de plus, la quasi-totalité des données mondiales provient du seul Ordovicien de Pologne (Kielan-Jaworovska, 1966). Des données générales ne peuvent donc être extraites que des Scolécodontes dispersés.

Rappelons quelques données générales : les Scolécodontes, mâchoires d'Annélides Polychètes Errantes, caractérisent principalement la super-famille des Eunicidae dans la nature actuelle (Taugourdeau, 1976) et ces Vers vivent sur le fond à l'état adulte alors que les larves sont nageuses. L'identité de morphologie avait longtemps fait rattacher les formes anciennes aux genres actuels. Il semble maintenant, bien que le groupe soit très homogène, qu'il existe des familles différentes au Paléozoïque. Si les Annélides Polychètes sont connues dès le Précambrien (faune d'Ediacara) avec un certain doute et dès le Cambrien avec certitude, les formes ayant livré des Scolécodontes ne sont connues que dès la base de l'Ordovicien.

Outre la pseudo-persistance des formes auxquelles nous avons fait allusion ci-dessus, le seul fait saillant cité dans la littérature concernant l'évolution du groupe des Scolécodontes est sa très forte expansion au Paléozoïque et sa quasi-disparition au Méso-Cénozoïque, alors que les Annélides à Scolécodontes sont abondantes et variées dans les mers actuelles (environ 2 000 espèces). Cela est peut-être simplement dû à un faible coefficient

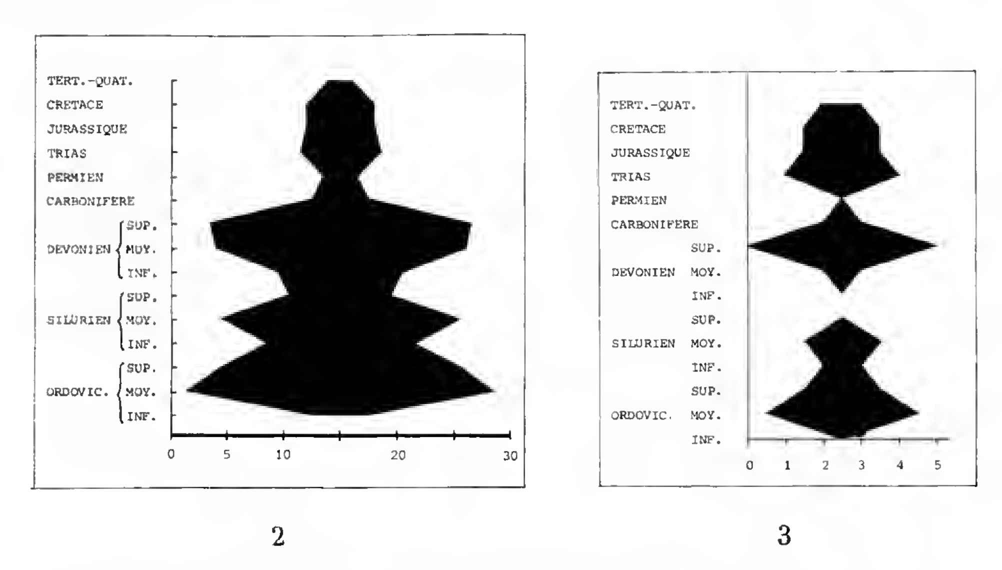
GENRES DE SCOLECODONTES	ORDOVICIEN			SILURIEN			DEVONIEN			CARBONIFERE	PERMIEN	TRIAS	JURASSIQUE	CRETACE	TERTIAIRE-QUAT.
	INF.	MOY.	SUP.	INF.	MOY.	SUP.	INF.	MOY.	SUP.						
Mochtyella	X	X	X	X	X	X	–	–	X						
Polychaetaspis	X	X	X	X	X	X	–	–	X						
Ildraites	X	X	X	X	X	X	X	X	X						
Staurocephalites	X	X	X	X	X	–	–	X	X	X					
Eunicites	X	X	X	X	X	–	X	X	X	X	–	X	X		
Hyalinoecites		X													
Leptoprion		X													
Paleonereites		X													
Pronereites		X													
Thalenessites		X													
Pernerites		X	X												
Polychaetura		X	X												
Protarabellites		X	–	–	–	–	–	X							
Paulinites		X	–	–	X	X	X	X							
Glycerites		X	X	–	–	–	–	X							
Orthopelta		X	X	–	–	–	–	X							
Kettnerites		X	X	–	X	–	–	X							
Marphysaites		X	–	–	X	–	–	X	X						
Nothrites		X	–	–	X	–	–	X	X						
Siluropelta		X	–	–	X	–	–	X	X						
Ungulites		X	–	–	–	–	X	X	X						
Oenonites		X	X	–	X	X	X	X	X						
Paleoenonites		X	X	X	X	–	–	X	X						
Nereidavus		X	X	X	X	–	X	X	X						
Leodicites		X	X	X	X	X	X	X	X	X					
Lumbriconereites		X	X	X	X	–	–	X	X	–	–	X			
Arabellites		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Dinoscolites			X												
Monothrites			X												
Palaeosigma			X	–	X										
Diopatraites			X	X	X	–	X	X							
Marlenites			X	–	–	X	–	–	X						
Palaeodactylophora				X											
Oxyprion				X	–	–	–	–	–	–	X				
Microdactylophora					X										
Palaeopelyx					X										
Drilonereisites					X	–	X	X	–	–	–	–	–	X	
Ehetallites						X	X								
Trianguligenys								X							
Anisocerasites								X	X	–	–	–	–	–	X
Multiprion									X						
Processoprion									X						
Serratula									X						
Stauronereisites									X						
Uncinogenys									X						
Kielanoprion									X	–	X	X			
Hindeoprion										X					
Elleriprion												X			
Paranereites												X			
Praelumbrinereis												X			
Goniada												X	X	X	
Delosites													X		
Ophryotrocha													X		
Glycera													X	X	
Paradrilonereigenys														X	
Ramphegenys														X	
Paragnathites															X

Fig. 1. — Tableau de répartition des genres de Scolécodontes dispersés.

de fossilisation et comme on le verra sur les diagrammes, bien que les travaux actuels tendent à l'atténuer quelque peu, il est frappant de constater que 95 % des espèces décrites sont d'âge Primaire. Il est probable que ce pourcentage est dans la réalité moins élevé. Les premières trouvailles de Scolécodontes, faites dans le Primaire, ont incité les chercheurs à privilégier ces terrains par la suite. Les recherches en cours montrent que le Trias en particulier est beaucoup plus riche qu'il ne ressort des anciens travaux.

Ces faits étant précisés, nous allons examiner comment les Scolécodontes se répartissent dans le temps. Le manque de connaissances sur les mâchoires des formes actuelles et l'impossibilité de reconstituer les assemblages réels à partir des pièces dispersées livrées par les échantillons fossiles font que les espèces et les genres fossiles sont artificiels ; il ne faudra donc pas s'étonner si le tableau de répartition des genres (fig. 1) est peu parlant, la plupart de ces derniers ayant du reste une très longue durée (moyenne voisine de 70 MA).

La figure 2 (nombre de genres présents dans chaque système) est plus intéressante, laissant deviner le schéma que nous retrouverons partout dans l'histoire du groupe, c'est-à-dire l'originalité marquée de l'Ordovicien moyen, du Silurien moyen et du Dévonien moyen, et, dans une moindre mesure, du Dévonien supérieur et du Trias. Si nous examinons simplement les genres limités à un système (ceux ayant une évolution rapide), nous voyons (fig. 3) qu'ils sont plus nombreux aux périodes de différenciation maximum du groupe évoquées ci-dessus.



2 3

Fig. 2. — Nombre de genres de Scolécodontes présents à chaque époque.
Fig. 3. — Nombre de genres de Scolécodontes à durée courte, limités à une période.

La courbe des apparitions de genres montre que celles apparemment massives à la base de l'Ordovicien (fig. 4) ne reflètent en partie que notre ignorance des faunes du Cambrien et présente aussi une forte poussée à l'Ordovicien moyen. Ensuite, les « crises » ne sont pas fortement marquées, le stock générique étant probablement suffisant à la recons-

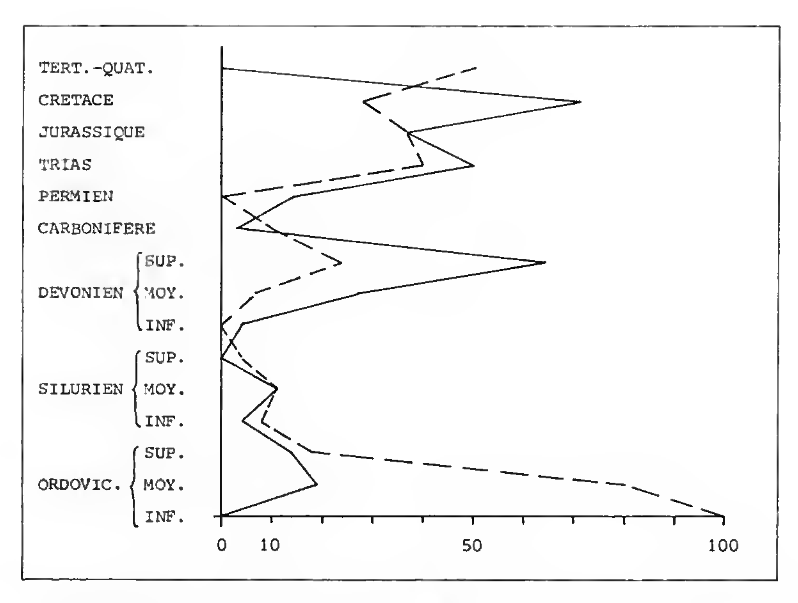


Fig. 4. — Apparition et disparition des genres de Scolécodontes. (———— % des apparitions ; - - - - - - - % des disparitions.)

titution du groupe après chacune de celles-ci. Seul, le Dévonien supérieur présente un appréciable coefficient de nouveauté et, finalement, le Trias verra lui aussi de nombreuses apparitions marquant un renouvellement profond de la faune, les faibles données sur les terrains plus récents laissant deviner une stagnation ultérieure.

La courbe d'extinction des genres (fig. 4) semble bien particulière au groupe des Scolécodontes si on la compare à celle d'autres groupes d'invertébrés donnée par Pomerol (1977). En gros, le matériel est stable jusqu'au Dévonien moyen et, ensuite, sujet à de grandes variations : grandes crises et disparitions massives au Dévonien supérieur puis variabilité incessante. La juxtaposition des deux courbes montre une stabilité relative du groupe de l'Ordovicien supérieur au Dévonien moyen.

Les courbes du nombre d'espèces présentes dans chaque système ou série (fig. 5-6) constituent des données plus intéressantes à considérer car elles permettent de tracer des courbes beaucoup plus parlantes que les précédentes ; la répartition par étage est moins explicite par suite de l'éparpillement des données mais elle a le même profil (à noter une forte corrélation entre le nombre des espèces et celui des genres, soit 0,89) et fournit une sorte d'indice de diversification.

On observe par trois fois, à l'Ordovicien, au Silurien et au Dévonien, un faible nombre d'espèces (ou indice de diversification) à la base du système, une très forte croissance dans la partie moyenne et de nouveau une décroissance brutale dans la partie supérieure, le phénomène se répétant régulièrement, sauf en ce qui concerne le Dévonien supérieur où la diversité est encore forte, la retombée ne s'effectuant qu'au Carbonifère. Un quatrième et dernier pic dans l'histoire des Scolécodontes se marque, bien que de façon plus faible,

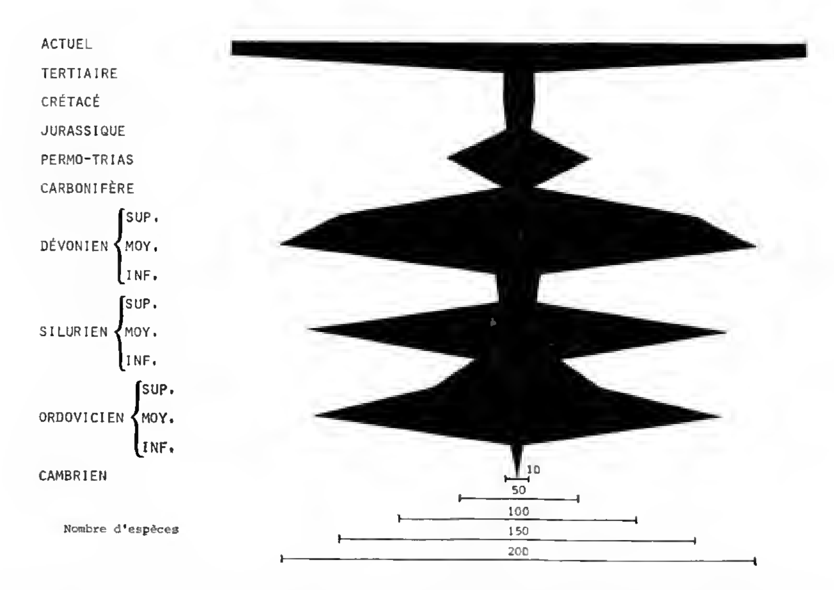


Fig. 5. — Variation du nombre d'espèces de Scolécodontes au cours des temps géologiques (échelle relative).

au Permo-Trias, le groupe étant ensuite trop peu abondant ou étudié pour fournir des données significatives.

Ces quatre crises semblent surtout des crises quantitatives, c'est-à-dire qu'il semble que ce soit l'environnement et le milieu plus que le potentiel évolutif du groupe (si cela signifie quelque chose) qui ait varié, les genres pour leur part traversant les crises, avec les restrictions qui s'y attachent et qui ont été évoquées plus haut, l'évolution globale du groupe n'étant que le reflet des crises géologiques ; les trois principaux pics de la courbe (fig. 3) sont approximativement en coïncidence avec les grandes épeirogenèses taconique, ardennaise et bretonne (Termier & Termier, 1979) : autrement dit, une alternance de phases marquant une vie de plus en plus facile pour les Polychètes pendant les périodes transgressives, permettant une forte diversification, puis ensuite un appauvrissement en coïncidence approximative avec les phases régressives où la vie devient de plus en plus difficile, amenant les espèces les plus sensibles écologiquement à disparaître de proche en proche. Ceci ressort de façon frappante des figures 5 et 6 où les mêmes données sont figurées en temps relatif stratigraphique et en temps absolu et où l'on voit que les espèces apparaissent ou disparaissent parallèlement à l'échelle stratigraphique relative et non pas selon un rythme de temps régulier.

La considération de ces vitesses de croissance-décroissance en espèces par million d'années est du reste intéressante en ce qu'elle reflète le dynamisme évolutif du groupe (fig. 7) et montre le plus grand dynamisme au Silurien, une stagnation au Dévonien inférieur, une reprise au Dévonien moyen-supérieur et un épuisement vers la fin du Primaire, peut-être vers la fin du cycle varisque où la vitesse s'accélère de nouveau.

Le total des quelque 900 espèces décrites ayant servi à établir les faits présentés est

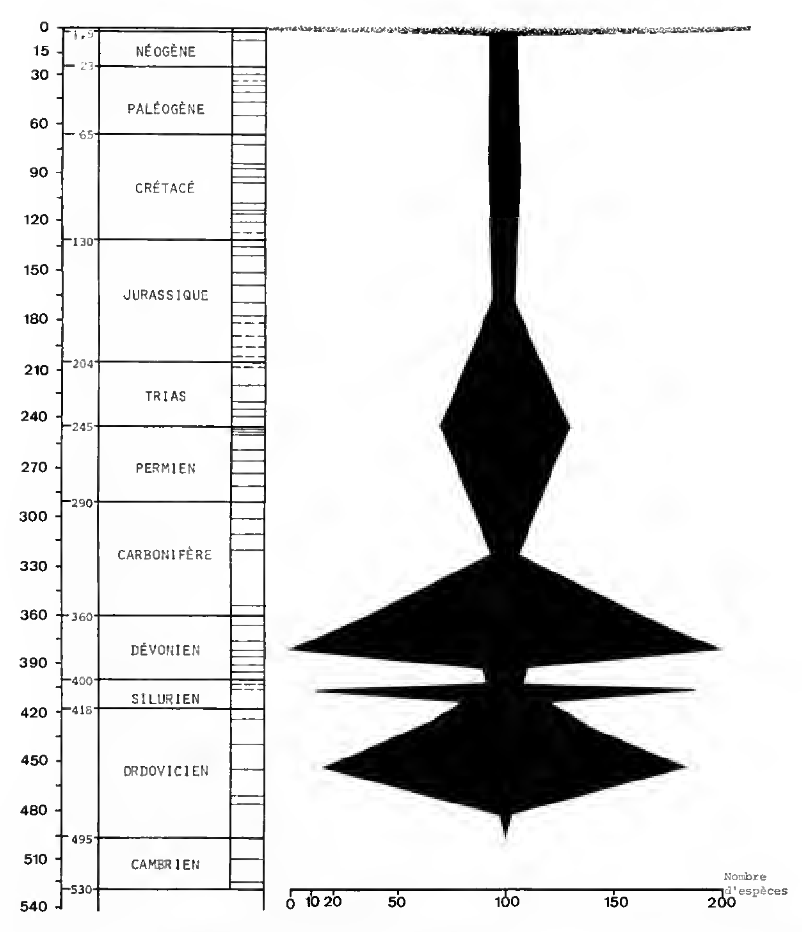


Fig. 6. — Variation du nombre des espèces de Scolécodontes au cours des temps géologiques (échelle absolue).

groupé géographiquement en trois ensembles (Europe, Amérique du Nord et Sahara) proches, vu la configuration des continents au Primaire, ce qui facilite peut-être un raisonnement global plus que ne le ferait une connaissance universelle de la répartition du groupe que nous ignorons encore actuellement. Il n'en demeure pas moins vrai que nous sommes devant un cas remarquable de parallélisme entre l'évolution d'un groupe et les grandes crises de l'histoire de la Terre. Le caractère exclusivement marin des Annélides Polychètes fait naturellement penser à l'influence prépondérante des transgressions-régressions, mais plusieurs facteurs peuvent être concomitants avec ces phénomènes : température, éclairement, etc., qui ne peuvent être analysés de façon séparée. Seule, la température pourrait être approchée par le biais des changements de latitude ; elle semble avoir été en légère augmentation vu le déplacement du pôle au Primaire. Le caractère très tolérant des espèces actuelles, à répartition souvent mondiale, bien que n'étant peut-être que la résultante d'une

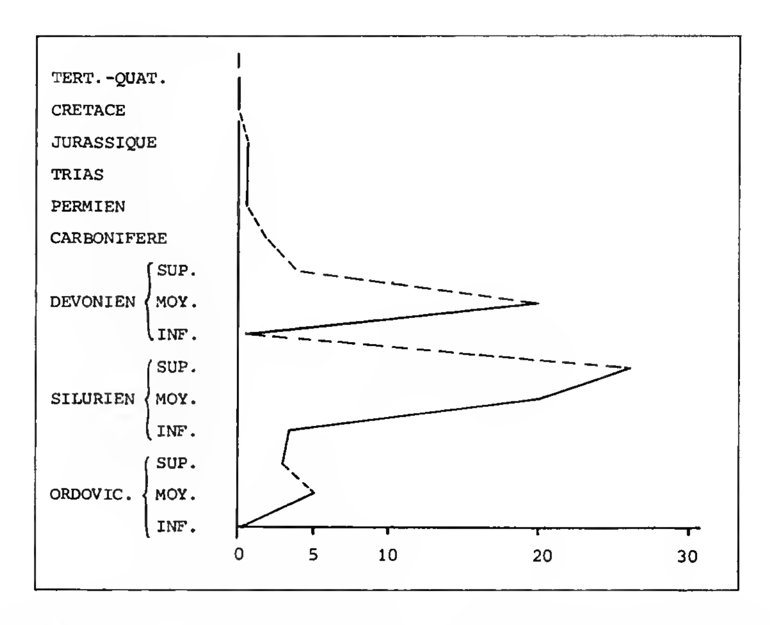


Fig. 7. — Augmentation (———) ou diminution (- - - -) du nombre des espèces de Scolécodontes par système.

longue sélection, laissait prévoir qu'il fallait des phénomènes de grande amplitude pour amener les changements observés.

Les faits précédents permettent de tenter les quelques raisonnements suivants, en gardant à l'esprit qu'il ne peut s'agir que d'ordre de grandeur. Rien ne permet de penser, dans un groupe à évolution aussi lente, que les Polychètes de l'Actuel soient quantitativement différents de ceux du Tertiaire. On peut considérer que les dix espèces de ces terrains sont les correspondants de la faune actuelle (2 100 espèces) et que le coefficient de fossilisation est donc égal à 0,5 % : encore l'Actuel ne représente-t-il qu'un instant alors que le Tertiaire est une durée et le coefficient de fossilisation a-t-il dû croître à mesure que l'on remonte l'échelle stratigraphique ; en le conservant provisoirement tel quel, on aura des

	Actuel	Tertiaire	Dévon. moy.	Silur. moy.	Ordov. moy.
Nombre d'espèces à Scolécodontes	2100	2100	42000	40000	36000
Fréquence au m^2	166 à 833	166 à 833	3300 à 16600	3150 à 15500	2800 à 14000
Biomasse (poids sec au m^2)	de 0,2 g à 1,5 g	de 0,2 g à 1,5 g	de 4 g à 30 g	de 3,8 g à 28 g	de 3,4 g à 26 g

Fig. 8. — Tableau estimé des fréquences de peuplement des faunes de Scolécodontes au cours des temps géologiques.

données minimales en utilisant ce coefficient. Nous sommes donc amenés à estimer les faunes paléozoïques comme suit (fig. 8). Ce tableau laisse penser que les Polychètes Errantes ont dû jouer un grand rôle dans le peuplement des mers paléozoïques, ayant été un groupe dominant à certaines périodes puisque leur rôle est encore non négligeable dans les mers actuelles malgré la réduction des faunes, ce qui est confirmé même en ne tenant pas compte de l'existence des roches exceptionnelles que sont certains sédiments américains figurés par Eller (1942) où plus de la moitié du sédiment est formé de Scolécodontes et par l'observation que les échantillons du Paléozoïque saharien pris au hasard livrent environ un Scolécodonte par gramme de roche.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Eller, E. R., 1942. — Scolecodonts from the Erindale Upper Ordovician. *Ann. Carneg. Mus.*, **24** : 241-270.

Fauvel, P., 1923. — Faune de France. 5 : Polychètes Errantes. P. Lechevalier, Paris : 488 p.

Hartmann, O., 1951. — Literature of the Polychaetous Annelids. 1 : Bibliography. Edwards Brothers, Ann Arbor, Michigan : 290 p.

Kielan-Jaworovska, Z., 1966. — Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. *Palaeont. Pol.*, Warszawa, **16** : 152 p.

Maron Ramos, J., 1973. — Annélides Polychètes du plateau continental de la côte catalane espagnole. Thèse Doct. Univ., Paris, Univ. Paris VI : 299 p.

Odin, G. S., 1982. — Aspect quantitatif des unités stratigraphiques. *9e Réun. ann. Sci. Terre*, Paris, 1982. Soc. géol. Fr., édit. : 478.

Pomerol, Ch., & C. Babin, 1977. — Précambrien, Ère paléozoïque. *In* : Stratigraphie et paléogéographie, Doin, Paris : 429 p.

Taugourdeau, Ph., 1976. — The Scolecodonts. *Biol. Memoirs*, Lucknow, **1** (1/2) : 1-40.

— 1978. — Les Scolécodontes dispersés. *Cah. Micropaléont.*, Paris, **2** : 1-115.

— 1982. — Grandes coupures et rythme de l'évolution des Scolécodontes. *9e Réun. ann. Sci. Terre*, Paris, 1982. Soc. géol. Fr., édit. : 593.

Termier, H. ,& G. Termier, 1959. — Histoire de la surface de la Terre. *In* : La Terre. Encyclopédie de la Pléiade, Gallimard, Paris : 1331-1490.

Termier, H., & G. Termier, 1979. — Histoire de la Terre. P.U.F., Paris : 430 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section C, nº 2 : 213-241.

Les serpents aquatiques de l'Éocène européen
Définition des espèces et aspects stratigraphiques

par Jean-Claude Rage

Résumé. — Pendant l'Éocène, quatre familles de serpents aquatiques étaient présentes en Europe : les Palaeopheidae, Nigeropheidae, Anomalopheidae et Russellopheidae. Parmi ces serpents, certaines espèces donnent de bonnes indications stratigraphiques ; ce sont *Palaeophis toliapicus* et *Palaeophis typhaeus* (Palaeopheidae), *Woutersophis novus* (Nigeropheidae) et *Russellophis tenuis* (Russellopheidae). Ces espèces sont révisées et leurs caractères distinctifs sont dégagés. La mise en synonymie de *Palaeophis littoralis* (Amérique du Nord) avec *P. toliapicus* est envisageable. *Palaeophis porcatus* et *P. oweni* sont des synonymes de *P. typhaeus*. *Palaeophis longus* est considéré comme un *nomen dubium* alors que *Palaeophis giganteus* est un *nomen nudum*. *Palaeophis toliapicus* n'est connu que dans le Cuisien (Éocène inférieur), alors que *P. typhaeus* apparaît au Cuisien supérieur et pourrait se maintenir jusqu'à l'Auversien. *Palaeophis* n'était pas un serpent pélagique mais vivait en milieu littoral et dans les estuaires et les lagunes. *Woutersophis novus* caractérise le Bruxellien (= Lutétien inférieur), mais n'est encore connu qu'en Belgique ; *W. novus* n'a été trouvé que dans des niveaux marins. *Russellophis tenuis* est connu à l'Yprésien ; ce serpent vivait probablement dans les fleuves, lacs et estuaires.

Abstract. — During the Eocene, four families of aquatic snakes lived in Europe : the Palaeopheidae, Nigeropheidae, Anomalopheidae and Russellopheidae. Among these snakes, certain species give reliable stratigraphic indications : *Palaeophis toliapicus* and *Palaeophis typhaeus* (Palaeopheidae), *Woutersophis novus* (Nigeropheidae) and *Russellophis tenuis* (Russellopheidae). These species are reviewed and their distinctive features are stressed. It is considered that *Palaeophis littoralis*, from North America, might be a synonym of *P. toliapicus*. *Palaeophis porcatus* and *P. oweni* are synonymized with *P. typhaeus*. *Palaeophis longus* is regarded a *nomen dubium* whereas *P. giganteus* is considered a *nomen nudum*. *Palaeophis toliapicus* is known only from the Cuisian (early Eocene) and *P. typhaeus* appeared during the late Cuisian and might survive until the Auversian (late Middle Eocene). *Palaeophis* was not a snake of pelagic habits, but it merely lived in estuaries, lagoons or littoral environment. *Woutersophis novus* is characteristic of the Bruxellian (= lover Lutetian), but it is still known only from Belgium ; *W. novus* comes only from marine sediments. *Russellophis tenuis* is known in the Ypresian ; this snake probably lived in rivers, lakes and river outlets.

J. C. Rage, *E.R.A. 963, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université Paris VI, 4, place Jussieu, 75230 Paris cedex 05, France.*

Le Paléocène et l'Éocène semblent avoir été des époques privilégiées pour les serpents aquatiques, quatre familles ayant alors été représentées : les Palaeopheidae, les Nigeropheidae, familles fortement adaptées à un environnement aquatique, auxquelles s'ajoutent, pour l'Éocène seulement, les Anomalopheidae et Russellopheidae moins marqués par ce mode de vie. L'Éocène d'Europe, en particulier, a représenté un milieu très favorable pour ces serpents.

Les Palaeopheidae, qui atteignent souvent une grande taille, comprennent deux sous-familles ; les Palaeopheinae, apparus dès le Crétacé supérieur, se sont maintenus jusqu'à l'Éocène supérieur alors que les Archaeopheinae ne sont connus qu'à l'Éocène inférieur. Aux Nigeropheidae, représentés dans le Paléocène du Niger, se rapporte sans doute un genre de l'Éocène de Belgique. Les Anomalopheidae ne sont connus que par un unique spécimen qui provient de l'Éocène inférieur de La Pesciara (Monte Bolca, Italie). Les Russellopheidae se cantonnent à l'Éocène inférieur.

Les relations phylétiques et la position systématique de ces quatre familles ont été étudiées par ailleurs (Rage, 1978, et sous presse) et ces questions ne seront pas développées ici. Signalons simplement que les Palaeopheidae appartiennent aux Booidea et que les Nigeropheidae représentent un rameau primitif des Acrochordoidea ; les Anomalopheidae et les Russellopheidae sont des Colubroidea archaïques.

Les quatre familles sont représentées en Europe, mais l'intérêt stratigraphique des différentes espèces est très inégal. Certaines d'entre elles constituent de bons indicateurs stratigraphiques mais deux, *Archaeophis proavus* et *Anomalophis bolcensis*, connues par un seul spécimen n'apportent aucun renseignement, elles ne seront pas abordées dans le présent travail.

Le principal problème soulevé par ces serpents provient de la difficulté que pose la reconnaissance de la plupart des espèces. Sauf dans le cas de *Archaeophis proavus*, ces formes ne sont représentées que par des vertèbres. D'autre part, bien qu'appartenant à des super-familles différentes, les Palaeopheidae et les Nigeropheidae sont phylétiquement voisins et leur morphologie vertébrale ne permet pas une distinction aisée. Ce problème sera discuté ci-dessous.

I. Super-famille BOOIDEA Gray, 1825

Famille Palaeopheidae Lydekker, 1888

Les Palaeopheidae, serpents relativement abondants dans les niveaux aquatiques de l'Éocène, étaient largement répandus. Ils ont été signalés sur tous les continents, sauf l'Australie et l'Antarctique. Il a longtemps été admis que la famille se composait de deux genres : *Palaeophis* Owen, 1841, et *Pterosphenus* Lucas, 1899. Cependant, Tatarinov (1963) a montré que le genre *Archaeophis* Massalongo, 1859, qui constituait à lui seul la famille des Archaeopheidae, devait être inclus aux Palaeopheidae.

Le crâne d'*Archaeophis* est connu. Il montre des caractères particuliers (paedomorphoses) qui lui sont probablement propres (quadratum incliné vers l'avant bien que porté par un supratemporal allongé). *Archaeophis* représente sans doute une lignée phylétique assez divergente et il ne faut pas attribuer à *Palaeophis* et *Pterosphenus* (dont aucune pièce crânienne n'est connue) les caractères crâniens d'*Archaeophis*. La réunion de ces trois genres dans une même famille est basée sur la morphologie vertébrale. *Palaeophis* et *Pterosphenus* composent la sous-famille des Palaeopheinae. Deux espèces ont été attribuées à *Archaeophis* (*A. proavus* et *A. turkmenicus*) ; en fait, *A. turkmenicus* appartient très probablement à un genre différent d'*Archaeophis*, genre qui reste à nommer. *A. proavus* et « *A.* » *turkmenicus* forment la sous-famille des Archaeopheinae.

Aucune colonne vertébrale en connexion appartenant à *Palaeophis* ou *Pterosphenus* n'a été trouvée ; cependant, nous pouvons supposer que dans ces deux genres le nombre de vertèbres était élevé. En effet, chez *Archaeophis*, dont il existe deux spécimens en connexion, ce nombre est très important ; pour *A. proavus* il a été estimé à 575 par JANENSCH (1906). D'autre part, les Palaeopheidae sont assez étroitement apparentés aux Boidae, famille moderne qui groupe les formes dont le nombre de vertèbres est le plus élevé parmi les serpents actuels (il peut dépasser 400).

Chez tous les Palaeopheidae, comme chez tous les serpents fortement adaptés à la vie aquatique, les vertèbres ont tendance à s'étirer dorso-ventralement et à réduire leurs dimensions transversales. Dans cette famille, les vertèbres présentent en plus une particularité : au-dessus de chaque postzygapophyse l'arc neural forme un processus vertical (la ptérapophyse) plus ou moins développé. Les Palaeopheinae, à la différence des Archaeopheinae, possèdent des ptérapophyses sur toutes leurs vertèbres dorsales. Cependant, chez certains *Palaeophis* les ptérapophyses se réduisent nettement, sans disparaître, sur les vertèbres dorsales postérieures. Chez les *Palaeophis* les plus « primitifs », les ptérapophyses sont encore réduites, mais chez un *Palaeophis* « évolué » (*P. typhaeus*) et chez *Pterosphenus*, elles atteignent une dimension verticale importante.

Palaeophis a été signalé dans le Crétacé supérieur et le Paléocène où il est rare (RAGE et WOUTERS, 1979). Il est relativement abondant dans l'Éocène où il se cantonne à l'Éocène inférieur et moyen (une récolte non confirmée a toutefois été signalée dans la base de l'Éocène supérieur par BURTON, 1933). *Pterosphenus*, genre assez rare, se rencontre dans la partie supérieure (« Biarritzien ») de l'Éocène moyen et dans l'Éocène supérieur [1].

En Europe, seuls *Palaeophis* et *Archaeophis* sont représentés. Ce dernier, connu uniquement par l'holotype de *A. proavus*, ne peut donner aucun renseignement d'ordre stratigraphique et ne sera pas étudié ici (le second représentant des Archaeopheinae, « *A.* » *turkmenicus*, provient d'Asie).

Genre **PALAEOPHIS** Owen, 1841

(= *Dinophis* Marsh, 1869 ; *Titanophis* Marsh, 1878)

DIAGNOSE : Serpent de taille variable dont les vertèbres dorsales possèdent des ptérapophyses. Compression latérale faible ou bien marquée sur les vertèbres. A la différence de *Pterosphenus*, le bord antérieur du zygosphène est séparé de l'arête antérieure de la neurépine et la surface dorsale du zygosphène ne se soulève pas pour former la racine antérieure de cette neurépine. Sur les vertèbres dorsales la partie supérieure du cotyle est plus ou moins tronquée horizontalement et le cotyle n'est pas franchement circulaire.

GILMORE (1938) a proposé plusieurs caractères pour distinguer *Palaeophis* de *Pterosphenus*. D'après lui, chez *Pterosphenus* les ptérapophyses (« aliform processes » pour GILMORE) seraient plus développées, le zygosphène serait plus large que le cotyle, les facettes

1. J'utilise ici le vocable « Éocène moyen » au sens strict, tel qu'il a été utilisé dans le Bassin de Paris, c'est-à-dire que l'Éocène moyen correspond au Lutétien. Une tendance actuelle élargit l'Éocène moyen en englobant des niveaux post-lutétiens, et y inclut parfois l'ensemble du Bartonien *s.s.* La limite supérieure d'un tel Éocène moyen est encore trop mal définie.

articulaires du zygosphène s'orienteraient plus nettement ventralement et les surfaces articulaires des prézygapophyses se situeraient plus ventralement que chez *Palaeophis*. En réalité, nous savons maintenant que les ptérapophyses d'une espèce « évoluée » de *Palaeophis* (*P. typhaeus*) sont aussi développées que celles d'une espèce « primitive » de *Pterosphenus* (*P. sheppardi* ; Hoffstetter, 1958). Il faut aussi noter que chez *Palaeophis virginianus* et chez une espèce de *Palaeophis* inédite de l'Éocène moyen du Mali, le zygosphène est plus large que le cotyle. D'autre part, les surfaces articulaires des prézygapophyses sont aussi basses chez *Palaeophis typhaeus* et *Palaeophis maghrebianus* que chez *Pterosphenus*. En ce qui concerne l'orientation des facettes articulaires du zygosphène, aucune distinction claire ne semble apparaître entre les deux genres. Il n'est donc pas possible de distinguer, à l'aide des caractères avancés par Gilmore, les espèces appartenant à *Palaeophis* de celles de *Pterosphenus*.

Par contre, je pense pouvoir citer un caractère qui permettrait la distinction entre les deux genres. Chez *Pterosphenus*, l'arête de la neuréphine prend naissance sur le bord antérieur du zygosphène dont le toit se soulève de façon caractéristique (fig. 1). Ce toit forme la racine de l'arête antérieure de la neurépine. Chez *Palaeophis*, l'arête antérieure de la neurépine prend naissance derrière le bord antérieur du zygosphène, le toit de ce dernier reste horizontal ou est faiblement convexe dorsalement. Notons aussi que chez *Pterosphenus* le cotyle est circulaire ; chez *Palaeophis*, le cotyle des vertèbres dorsales est plus

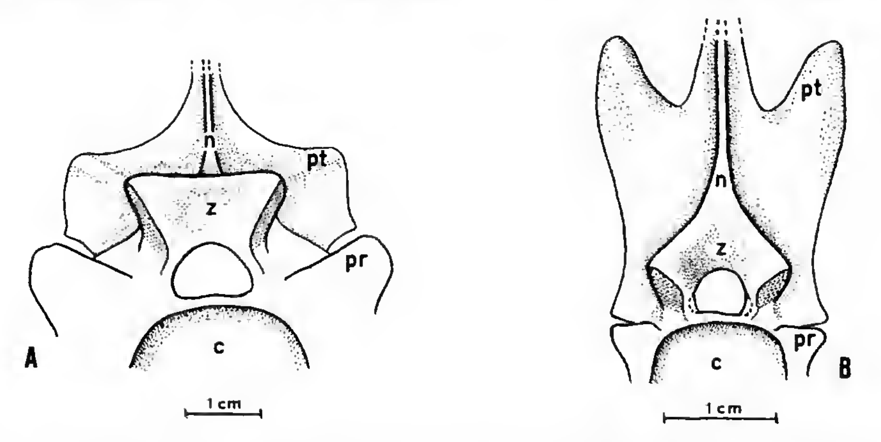


Fig. 1. — Distinction de *Palaeophis* et *Pterosphenus* à l'aide du zygosphène : illustration de deux cas extrêmes. A, *Palaeophis maghrebianus* (d'après le spécimen MNHN, APH 2) ; B, *Pterosphenus schweinfurthi* (d'après le spécimen MNHN, 1961-2) ; ptérapophyses partiellement reconstruites). (c : cotyle ; n : arête antérieure de la neurépine ; pr : prézygapophyses ; pt : ptérapophyses ; z : zygosphène.)

ou moins tronqué au niveau du plancher du canal neural, ce caractère apparaît beaucoup moins nettement chez les espèces « primitives » de ce genre que chez les espèces « évoluées ». Il faut ajouter que généralement les vertèbres de *Pterosphenus* sont plus hautes et plus étroites que celles de *Palaeophis* mais, comme dans le cas des critères cités par Gilmore, ce dernier caractère ne permet pas une distinction pour toutes les espèces.

Les vertèbres des Archaeopheinae sont difficiles à comparer à celles de *Palaeophis* et *Pterosphenus* car très peu sont isolées et dans ce cas elles sont très fragmentaires. Une

particularité caractérise cependant très nettement les vertèbres des Archaeopheinae : la section transverse du centrum est sub-triangulaire. Les vertèbres dorsales moyennes et postérieures des Archaeopheinae ne possèdent pas d'hypapophyses et les ptérapophyses n'existent probablement que sur les dorsales moyennes.

Deux groupes d'espèces peuvent se distinguer chez *Palaeophis* : un groupe d'espèces « primitives », dont les vertèbres ont gardé une morphologie très proche de celle des Boidae, et un groupe d'espèces « évoluées » dont la morphologie vertébrale est très fortement marquée par la vie en milieu aquatique (Rage et Wouters, 1979). *P. maghrebianus* et *P. virginianus* représentent les espèces « primitives ». Les espèces évoluées sont *P. toliapicus*, *P. typhaeus* et *P. littoralis* auxquelles s'ajoute *P. africanus* qui avait précédemment été placé par erreur parmi les espèces « primitives ».

Six espèces ont été décrites en Europe. Les noms proposés pour deux d'entre elles (*P. longus* et *P. giganteus*) ne sont pas valides et, pour des raisons de synonymie, deux seulement peuvent être retenues : *P. toliapicus* et *P. typhaeus*. Aucune diagnose de ces deux espèces n'ayant été proposée, j'en donne une ci-dessous.

1. **Palaeophis toliapicus** Owen, 1841
(Fig. 2 à 5)

1841 — *Palaeophis toliapicus* Owen : 209, pl. XXII.
1842 — *Palaeophis toliapicus* ; Owen : 180.
1850 — *Palaeophis toliapicus* ; Owen : 63, pl. XV et XVI.
1850 — *Palaeophis toliapicus* ; Owen *in* Dixon : 221 et 215-217, fig. 14-15.
1880 — *Palaeophis toliapicus* ; de Rochebrune : 274, pl. 12, fig. 3a-c.
1888 — *Palaeophis toliapicus* ; Lydekker : 257.
1906 — *Palaeophis toliapicus* ; Janensch : 332 et 336-337.
1924 — *Palaeophis toliapicus* ; Andrews : 41.
1926 — *Palaeophis toliapicus* ; Leriche : 19-21, pl. I et pl. II, fig. 1-11.
1939 — *Palaeophis toliapicus* ; Kuhn : 11.
1952 — *Palaeophis toliapicus* ; Arambourg : 291-294.
1963 — *Palaeophis toliapicus* ; Kuhn : 17.
1975 — *Palaeophis toliapicus* ; Hoch : 548-549, fig. 2.

Diagnose : *Palaeophis* dont les ptérapophyses sont très peu développées. La compression latérale est à peine marquée. Les vertèbres montrent un allongement assez net. Sur les vertèbres dorsales postérieures une carène hémale remplace l'hypapophyse. La neurépine n'atteint pas le zygosphène.

Morphologie vertébrale

Palaeophis toliapicus est l'une des espèces « évoluées » du genre (Rage et Wouters, 1979 ; Rage, sous presse). L'adaptation à la vie aquatique est bien marquée et l'aspect nettement booïde des espèces « primitives » commence à s'effacer. Chez *P. toliapicus* les vertèbres ne sont pas très comprimées latéralement, en revanche elles présentent un allongement assez net. Comme chez tous les Palaeopheinae, l'arc neural se soulève au-dessus du zygantrum, de chaque côté de la neurépine ; les parois latérales de la partie postérieure de l'arc neural deviennent ainsi verticales. Chez *P. toliapicus*, ce soulèvement de l'arc

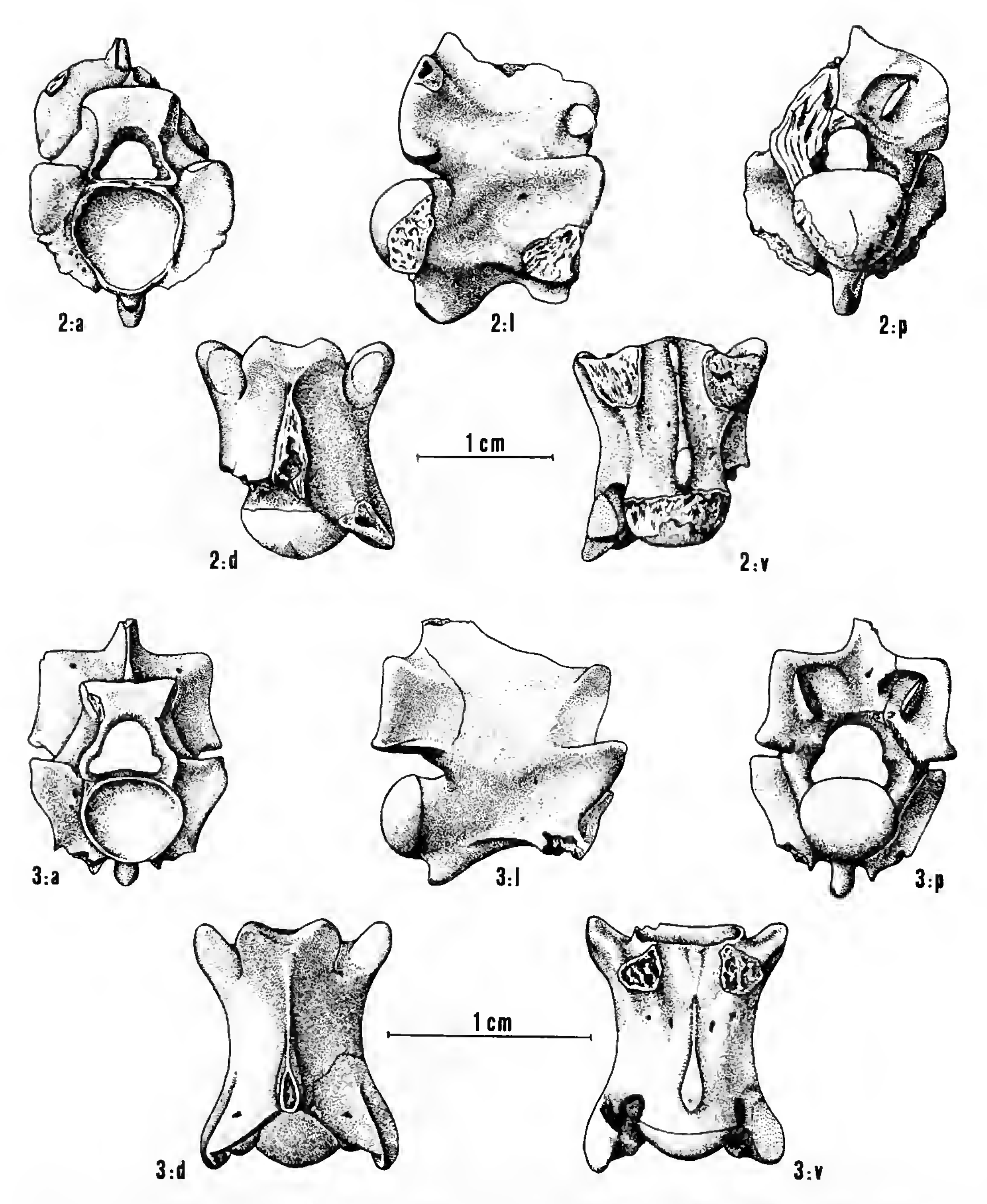


Fig. 2-3. — *Palaeophis toliapicus* : 2, vertèbre dorsale relativement antérieure (MNHN, CB 1622), Condé-en-Brie (France), Cuisien ; 3, vertèbre dorsale postérieure (ou moyenne ?), (MNHN, CBL 2), Egem (Belgique), Cuisien. (Faces antérieure (a), dorsale (d), latérale droite (l), postérieure (p) et ventrale (v).)

neural n'est pas complété par la formation de hautes ptérapophyses, ces dernières forment simplement une saillie basse et allongée. Sur les vertèbres dorsales les plus postérieures, les ptérapophyses se réduisent nettement mais elles restent assez clairement apparentes (voir fig. 3, pl. 1, *in* Leriche, 1926). La neurépine est généralement brisée ; quelques spécimens de Sheppey (Angleterre) montrent qu'elle était très haute (fig. 4). Vers l'avant, la neurépine n'atteint pas le zygosphène.

En vue dorsale, les surfaces articulaires des prézygapophyses paraissent assez larges ; leur grand axe s'oriente obliquement. En raison de cette orientation oblique des zygapophyses, la constriction médiane des vertèbres n'est pas très marquée. Une forte concavité donne au bord antérieur du zygophène une forme très caractéristique. Le bord postérieur de l'arc neural possède une échancrure médiane profonde qui laisse apparent le plancher du zygantrum.

La face antérieure est très typique. Le zygosphène, épais, montre une légère concavité dorsale ; il est généralement plus étroit que le cotyle ou, rarement, aussi large. Le canal neural possède une section sub-triangulaire et sa taille reste réduite. Le cotyle, au contraire, est large ; sa partie supérieure étant légèrement tronquée au niveau du plancher du canal neural, il n'est pas circulaire. Comme chez tous les Palaeopheidae, les prézygapophyses sont réduites. Il n'existe pas de processus prézygapophysaires ; cependant, les prézygapophyses comprimées verticalement sous la facette articulaire, forment une lame qui s'oriente antéro-latéralement et dépasse légèrement cette facette. Les synapophyses (= articulations costales) occupent une position basse, il s'agit là d'une caractéristique des serpents fortement adaptés à la vie aquatique. Des foramens paracotyliens apparaissent irrégulièrement.

En vue latérale, on note surtout que l'axe du condyle ne s'oriente pas vers le haut comme chez la très grande majorité des serpents, mais il reste horizontal. La surface articulaire des synapophyses forme une facette unique, sans trace de subdivision en aires diapophysaire et parapophysaire. L'arête verticale formée par la compression de la prézygapophyse rejoint le sommet de la synapophyse. Les foramens latéraux peuvent être absents ou multiples. L'hypapophyse est assez puissante, mais jamais très longue ; sur les dorsales postérieures elle se réduit fortement et se transforme en carène hémale. Antérieurement, sous le cotyle et entre les synapophyses, se situe une petite protubérance ventrale que Leriche (1926) avait nommée « hypapophyse antérieure ». Cette protubérance existe sur toutes les vertèbres dorsales de *P. toliapicus* ; elle se réduit fortement sur les dorsales postérieures, mais ne disparaît pas sauf chez certains spécimens d'Egem (fig. 3). Hoffstetter (1955) a supposé une origine pleurocentrale pour cette protubérance.

La face ventrale du centrum est étroite et allongée. Fait inhabituel chez *Palaeophis*, certains spécimens de *P. toliapicus* possèdent une *margo inferior* (= subcentral ridge des auteurs de langue anglaise) qui limite latéralement cette surface ventrale. Une constriction située à mi-longueur réduit souvent la largeur du centrum. Un carène relie l'hypapophyse et la protubérance antérieure ; cette carène, tranchante sur les dorsales antérieures, s'émousse sur les dorsales postérieures où elle constitue en fait une carène hémale. Pour des raisons de fossilisation, apparemment, les foramens subcentraux n'apparaissent pas de façon constante.

Des vertèbres caudales (fig. 5) sont connues dans les gisements de Condé-en-Brie et Egem. Leur attribution à *Palaeophis* ne laisse pratiquement aucun doute. Les vertèbres

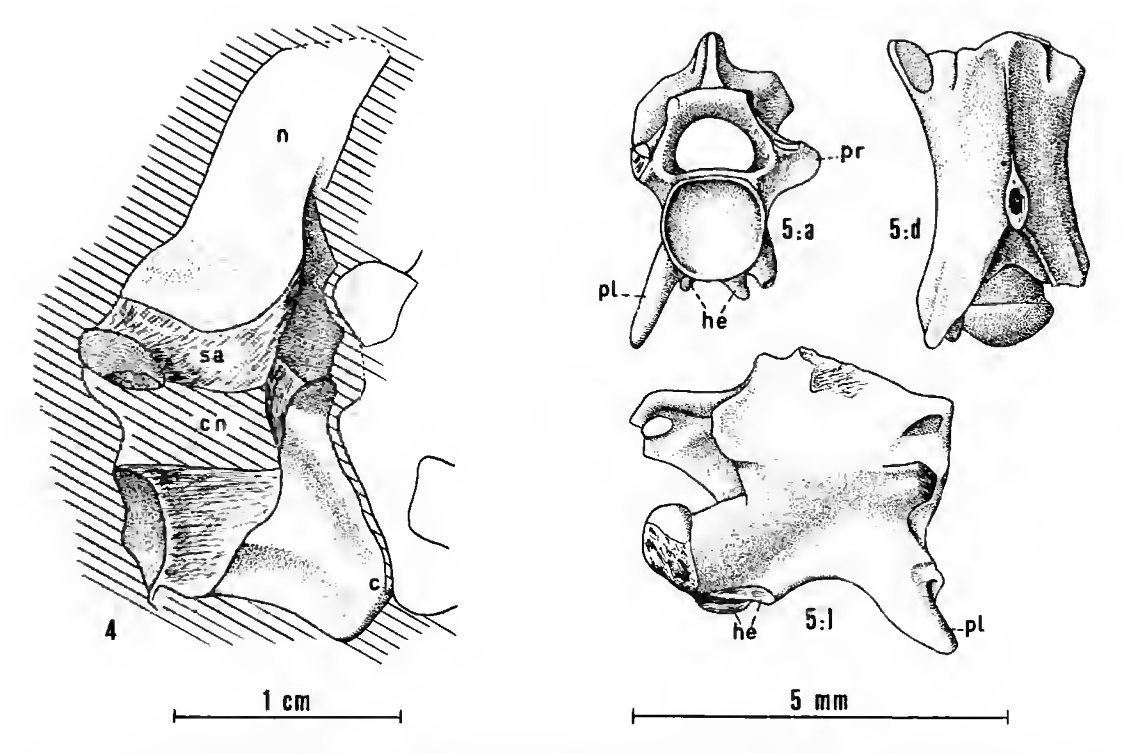


Fig. 4-5. — *Palaeophis toliapicus* : 4, vertèbre engagée dans le sédiment et partiellement détruite mais montrant la hauteur de la neurépine (MNHN, CGB 36), Sheppey (Angleterre), Cuisien. — *Palaeophis* cf. *toliapicus* : 5, vertèbre caudale (MNHN, CBL 14), Egem (Belgique), Cuisien (faces antérieure (a), dorsale (d) et latérale droite (l)). (c : condyle ; cn : canal neural ; he : hémapophyses ; n : neurépine ; pl : pleurapophyse ; pr : prézygapophyse ; sa : section de l'arc neural.)

sont hautes et l'axe du condyle est horizontal ; l'arc neural montre la morphologie caractéristique du genre avec toutefois des ptérapophyses très effacées. Les prézygapophyses sont extraordinairement réduites. Comme c'est le cas chez la plupart des serpents, l'adaptation au milieu aquatique est plus marquée dans la région caudale que dans la région dorsale : les vertèbres caudales sont plus comprimées latéralement, donc plus hautes, que les dorsales. En raison de cette hauteur, le plancher du canal neural occupe une position plus élevée et, ainsi, la partie dorsale du cotyle n'est pas tronquée : sur les vertèbres caudales le cotyle reste circulaire. Il existe des hémapophyses. Le fait le plus intéressant à noter est la présence de pleurapophyses. En effet, Hoffstetter (1961) avait remarqué que même les gisements riches en Palaeopheidae n'avaient jamais fourni de vertèbres caudales typiques à pleurapophyses et hémapophyses. A partir de cette remarque, on pouvait se demander si, à la différence des autres serpents, les Palaeopheidae n'auraient pas possédé des côtes articulées dans la région caudale comme dans la région dorsale. Les vertèbres de Condé-en-Brie et Egem viennent démontrer qu'il n'en est rien. Effectivement, la présence de pleurapophyses (donc l'absence de synapophyses) prouve qu'il ne pouvait

pas y avoir de côtes libres dans la région caudale de *Palaeophis* : les pleurapophyses correspondent à des côtes soudées aux vertèbres (Emelianov, 1936 ; Hoffstetter et Gasc, 1969). Les pleurapophyses sont brisées, mais l'orientation de leur base prouve qu'elles étaient presque verticales, ce qui est une caractéristique des serpents fortement adaptés à la vie aquatique. De chaque côté, entre la pleurapophyse et l'hémapophyse, s'étend une carène ; la présence de ces deux carènes donne à la face ventrale la forme d'une gouttière. De plus, à Egem, existe une vertèbre cloacale postérieure, c'est-à-dire une vertèbre caudale qui possède des lymphapophyses (= pleurapophyses bifides) ; sa carène hémale, non encore transformée en hémapophyse, est impaire. La région caudale de *Palaeophis* est donc très comparable à celle des autres serpents.

Comme il n'existait qu'une seule espèce de *Palaeophis* à Condé-en-Brie (*P. toliapicus*) cette vertèbre caudale peut être rapportée, avec quelques réserves, à cette espèce. A Egem, en raison de la présence de deux espèces (*P. toliapicus* et *P. typhaeus*) l'attribution des vertèbres caudales est très douteuse ; toutefois, en raison de leur allongement elles peuvent être attribuées, avec doute, à *P. toliapicus.*

Il convient de noter que *Palaeophis littoralis* Cope, 1868, de l'Éocène d'Amérique du Nord (New Jersey) est peut-être synonyme de *P. toliapicus.* Ce fossile n'est connu que par de très rares vertèbres provenant de la Manasquan Marl. L'âge de cette formation n'est pas connu avec précision ; il serait éocène inférieur, c'est-à-dire yprésien au sens français (G. R. Case, *comm. pers.*).

En outre, avant d'entreprendre l'étude détaillée de *Palaeophis*, j'avais incidemment signalé que *Palaeophis oweni* de Zigno, 1882, est un probable synonyme de *P. toliapicus* (Rage et Wouters, 1979). J'avais en partie suivi l'opinion de A. de Zigno qui, en décrivant *P. oweni*, avait considéré que cette espèce était voisine de *P. toliapicus.* En fait, la connaissance des variations intracolumnaires chez *P. toliapicus* et *P. typhaeus* montre maintenant que *P. oweni* ne peut pas être placé en synonymie avec *P. toliapicus* ; par contre, la morphologie vertébrale de *P. oweni* correspond à celle de *P. typhaeus* et ces deux espèces doivent être placées en synonymie (voir ci-dessous).

Répartition stratigraphique

P. toliapicus a été trouvé en Angleterre, en Belgique, en France et au Danemark. Tous les gisements qui ont fourni cette espèce sont datés du Cuisien. Par contre, au sein du Cuisien, la situation de ces gisements est mal établie ; cela provient du fait que l'on ne connaît pas exactement les relations existant entre les différentes formations géologiques.

Costa et Downie (1976) ont considéré comme pratiquement équivalentes les London Clay et les Argiles d'Ypres ; ces deux formations correspondraient, pour ces auteurs, à la partie supérieure du Sparnacien et à la partie inférieure du Cuisien. Par la suite, Costa *et al.* (1978) ont placé les Sables de Cuise en corrélation avec les deux formations précédentes, solution adoptée par King (1981). En fait il n'est pas possible de placer en équivalence la limite supérieure des Sables de Cuise et la limite supérieure des Argiles d'Ypres. En effet, sur les Sables de Cuise reposent les calcaires grossiers à *N. laevigatus* dont la limite inférieure doit correspondre à celle des Sables de Bruxelles. Or, entre les Sables de Bruxelles et les Argiles d'Ypres s'intercalent les Sables de Mons-en-Pévèle (voir Chateauneuf et Gruas-Cavagnetto, 1978) mais aussi les Sables du Mont Panisel, puis la formation des

Sables de Den Hoorn (à moins que cette dernière ne soit qu'un équivalent local de la base des Sables de Bruxelles comme semble l'admettre KOCKEL, 1980). La limite supérieure des Sables de Cuise (= limite supérieure du Cuisien) est donc plus récente que la limite supérieure des Argiles d'Ypres (voir tabl. I). Notons aussi que la base des Sables de Cuise, des Argiles d'Ypres et des London Clay doit être postérieure aux Argiles plastiques et à lignites du bassin de Paris (KOCKEL, 1980 ; RUSSELL *et al.*, 1982), donc ces trois formations ne peuvent pas débuter dans le Sparnacien.

En Angleterre, *P. toliapicus* provient de Sheppey (London Clay, Division D-E ; HOOKER *et al.*, 1980). Sheppey est daté du Cuisien supérieur. En Belgique, deux gisements ont fourni cette espèce : Quenast et Egem. Quenast fait partie des Argiles d'Ypres, ce gisement est lui-même daté du Cuisien mais est plus ancien que Sheppey. Egem (plus exactement Egem 53 W 71) est une localité qui comprend plusieurs niveaux fossilifères ; le niveau qui a fourni *P. toliapicus* a été nommé « + 28 m » par HERMAN et CROCHARD (1979) puis corrigé en « + 39 m » par HERMAN (1982). Les fossiles d'Egem proviennent des Sables de Mons-en-Pévèle qui surmontent les Argiles d'Ypres mais font encore partie du Cuisien (POMEROL, 1973 et 1982). Le *P. toliapicus* d'Egem est donc plus récent que celui de Quenast et doit être approximativement contemporain de celui de Sheppey. Au Danemark, l'espèce a été trouvée dans les « Mo Clay », dans l'île de Fur (HOCH, 1975). Il s'agit encore d'un niveau cuisien, plus ancien toutefois que Quenast, donc proche de la base de ce sous-étage (KOCKEL, 1980). En France, *P. toliapicus* est connu dans le gisement fluvio-marin de Condé-en-Brie dont la position reste incertaine au sein du Cuisien. Il devrait être plus récent que Fur et peut-être Quenast, et est sans doute plus ancien que Sheppey et Egem.

Palaeophis toliapicus n'est donc connu actuellement que dans le Cuisien.

2. **Palaeophis typhaeus** Owen, 1850
(Fig. 6, 7)

1784 — Vertèbres de poisson ; BURTIN : 90 et 147, pl. II : fig. H, K.
1850*a* — *Palaeophis typhaeus* Owen : 56, pl. XIII : fig. 5-8 ; pl. XIV : fig. 1-3, 7-9, 10-12, 16-17, 22-24, 26, 27, 28.
1850*a* — *Palaeophis porcatus* Owen : 61, pl. XIV : fig. 13-15, 18-20, 21.
1850*b* — *Palaeophis typhaeus* ; OWEN *in* DIXON : 212-217, fig. 1-3, ? 7, 13.
1850*b* — *Palaeophis porcatus* ; Owen *in* DIXON : 213-217, fig. ? 8, 9-11.
1882 — *Palaeophis oweni* de Zigno : 782, pl. XV : fig. 9-12.
1888 — *Palaeophis typhaeus* (« including *Palaeophis porcatus* Owen ») ; LYDEKKER : 258-260, fig. 56.
1906 — *Palaeophis typhaeus* (= *P. porcatus*) : JANENSCH : 332-336, pl. 26 : fig. 2.
1924 — *Palaeophis typhaeus* : ANDREWS : 39 et 41, fig. 2A.
1926 — *Palaeophis typhaeus* (= *Palaeophis porcatus* Owen) ; LERICHE : 21, pl. II, fig. 12.
1939 — *Palaeophis typhaeus* (= *Palaeophis porcatus* Owen, 1850) ; KUHN : 12.
1939 — *Palaeophis oweni* ; KUHN : 11.
1963 — *Palaeophis typhaeus* (= *Palaeophis porcatus* Owen, 1850) ; KUHN : 17.
1963 — *Palaeophis oweni* ; KUHN : 17.

DIAGNOSE : *Palaeophis* dont les ptérapophyses sont bien développées. La compression latérale est nette. Les vertèbres sont plus courtes et plus hautes que celles de *P. toliapicus*. L'hypapophyse reste présente sur toutes les vertèbres dorsales. Vers l'avant, la neurépine atteint le zygosphène. Les prézygapophyses sont beaucoup plus réduites et les synapophyses plus basses que chez *P. toliapicus*. Le cotyle est plus nettement tronqué à sa partie supérieure que chez *P. toliapicus*.

Morphologie vertébrale

Comme *P. toliapicus, P. typhaeus* est une espèce « évoluée ». Alors qu'en Angleterre les vertèbres appartenant à *P. typhaeus* sont dans l'ensemble un peu plus grandes que celles de *P. toliapicus*, en Belgique ces deux espèces présentent une taille comparable. Les vertèbres de *P. typhaeus* sont plus marquées par l'adaptation à la vie aquatique que celles de *P. toliapicus*. Comme cela se produit fréquemment chez les spécimens possédant de hautes ptérapophyses, celles-ci sont presque toujours détruites par la fossilisation ; mais des spécimens de l'Éocène anglais montrent que les ptérapophyses étaient bien développées chez *P. typhaeus*. Les vertèbres de *P. typhaeus* présentent toutes les caractéristiques du genre *Palaeophis*, aussi ne seront citées ici que les particularités permettant la distinction avec *P. toliapicus*.

En vue dorsale, les vertèbres de *P. typhaeus* se distinguent de celles de *P. toliapicus* par le plus grand allongement de la base de la neurépine qui, cependant, reste séparée du bord antérieur de zygosphène. De plus, les surfaces articulaires des prézygapophyses sont plus étroites que chez *P. toliapicus*. La concavité antérieure formée par le bord du zygosphène est peu profonde.

En vue antérieure, le zygosphène ne montre jamais de concavité orientée dorsalement, il est rectiligne ou forme même une convexité dorsale (fig. 6a, 7a), amorçant ainsi la disposition connue chez *Pterosphenus* (toutefois il n'y a pas continuité entre le bord antérieur du zygosphène et l'arête de la neurépine). La partie supérieure du cotyle est plus nettement tronquée que chez *P. toliapicus* : la partie dorsale du bord du cotyle est rectiligne. Comparée à la largeur du cotyle, la largeur du zygosphène, chez *P. typhaeus*, apparaît en moyenne comparable ou à peine supérieure à celle de *P. toliapicus*.

Les prézygapophyses atteignent une réduction plus poussée que chez *P. toliapicus* : le rapport largeur du cotyle/largeur de la vertèbre au niveau des prézygapophyses atteint une moyenne de 0,64 chez *P. typhaeus* pour 15 vertèbres mesurables, alors que cette même moyenne est de 0,54 pour 10 vertèbres mesurables chez *P. toliapicus* (fig. 9). Ceci accentue l'étroitesse de la vertèbre chez *P. typhaeus*. Les synapophyses, généralement détruites, se situent plus bas que chez *P. toliapicus*.

En vue latérale, les vertèbres sont plus hautes et plus courtes que celles de *P. toliapicus*. L'hypapophyse est assez longue. L'hypapophyse antérieure atteint une taille beaucoup plus importante que chez *P. toliapicus*, sauf sur les spécimens d'Egem où, comme chez cette dernière espèce, elle fait souvent défaut.

La face ventrale du centrum, plus courte que chez *P. toliapicus*, est mal délimitée latéralement. En raison de l'effacement de cette délimitation, la constriction qui rétrécit le centrum à mi-longueur chez certaines vertèbres de *P. toliapicus* se reconnaît plus difficilement ici.

On notera que la morphologie vertébrale de *P. oweni* s'accorde bien avec celle de *P. typhaeus* en raison de ses proportions générales (principalement : réduction des prézygapophyses, tailles respectives du zygosphène et du cotyle, longueur du centrum). *P. oweni* doit être considéré comme synonyme de *P. typhaeus*.

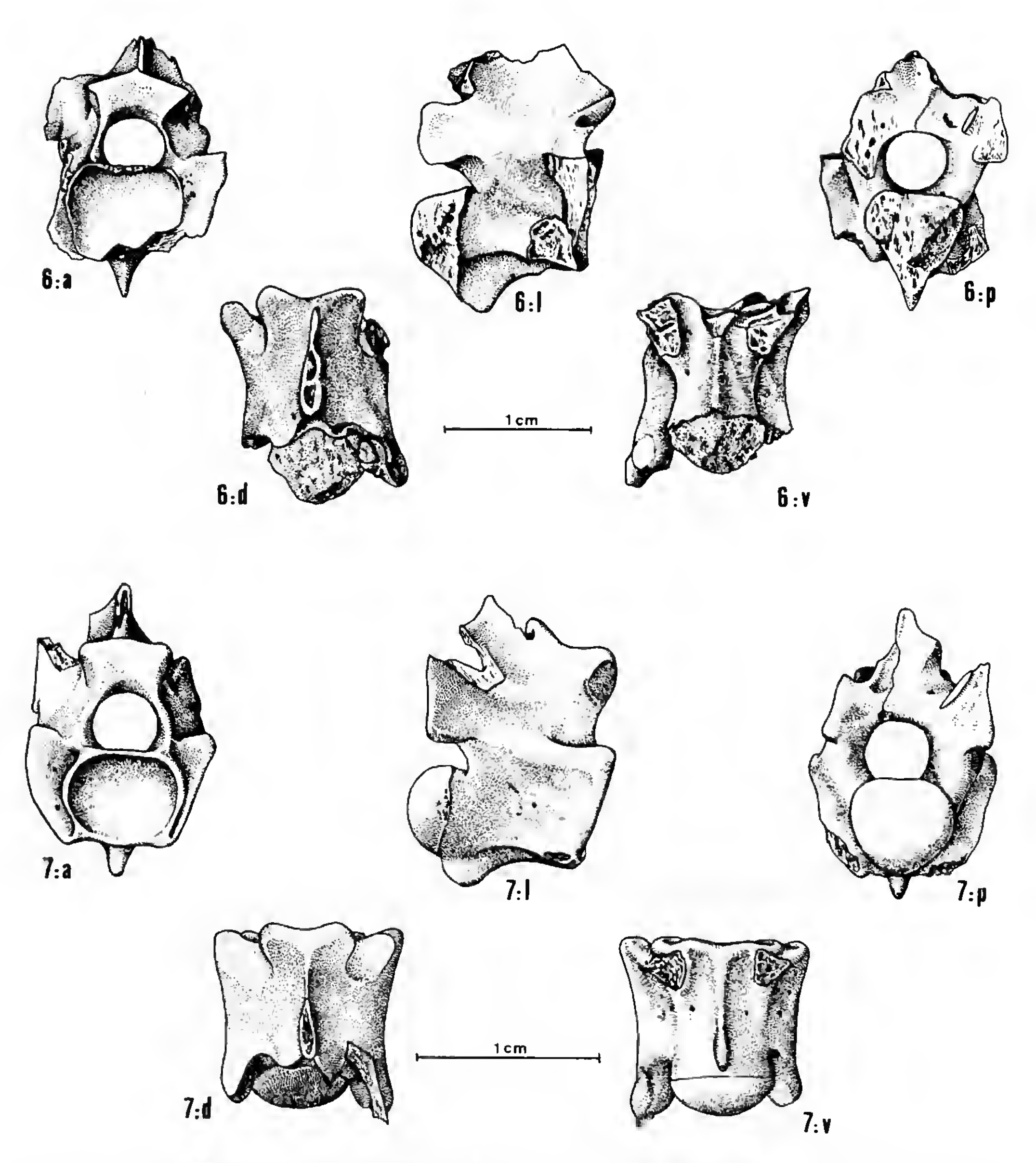


Fig. 6-7. — *Paleophis typhaeus* : 6, vertèbre dorsale moyenne (collection Wouters & Coupatez, Nock 1W), Nederokkerzeel (Belgique), Bruxellien ; 7, vertèbre dorsale moyenne (MNHN, CBL 7), Egem (Belgique), Cuisien. (Faces antérieure (a), dorsale (d), latérale droite (l), postérieure (p) et ventrale (v).)

Répartition stratigraphique

En Belgique, plusieurs gisements ont fourni *P. typhaeus* : Bruxelles (rue de la Tourelle), Etterbeck, Ixelles (cimetière de Burtin), Melsbroeck, Nederokkerzeel (Sablière Imbrechts), Roodebeck, Saint-Gilles (chaussée de Charleroi), Schaerbeek (Kattepoel), Uccle, Woluwé-Saint-Lambert. C'est le niveau bruxellien (= Lutétien inférieur) de ces gisements qui a livré *P. typhaeus*. Toujours en Belgique, l'espèce provient aussi de Egem 53 W 71 où elle a été trouvée dans le même niveau que *P. toliapicus*. Egem mérite une certaine attention car il s'agit du seul gisement où *P. typhaeus* et *P. toliapicus* sont associés de façon certaine (en dehors du cas douteux de Sheppey, voir ci-dessous). Le niveau qui, à Egem, a fourni ces deux espèces fait partie des Sables de Mons-en-Pévèle et correspond au Cuisien supérieur, donc à l'Yprésien supérieur au sens français. Cependant, dans le cadre de la terminologie stratigraphique, telle qu'elle est utilisée en Belgique, l'âge de ce niveau est discuté ; il se situe entre les Argiles d'Ypres et les niveaux paniséliens, mais n'est pas attribué à l'un des étages sus ou sous-jacents, c'est-à-dire l'Yprésien au sens belge ou le Panisélien (J. Herman, *comm. pers.*).

En Angleterre, *P. typhaeus* a été trouvé à Bracklesham, localité qui comprend actuellement quatre niveaux : Wittering Division, Earnley Formation, Marsh Farm Formation, Selsey Division (Hooker *et al.*, 1980). D'après Hooker (*comm. pers.*), le sédiment qui enrobe encore certains des spécimens des anciennes collections indique que ces pièces proviendraient d'un niveau qui correspond à la partie inférieure de la Earnley Formation. Mais rien n'indique que tous les spécimens proviennent de ce niveau. Hooker signale aussi que les niveaux plus anciens que la Earnley Formation n'étaient pas exposés à Bracklesham à l'époque de la collecte du matériel étudié par Owen. Ces fossiles ne peuvent donc pas provenir de la Wittering Division. La Earnley Formation représente la base du Lutétien et est donc approximativement équivalente du Bruxellien (Russell *et al.*, 1982). La Marsh Farm Formation est plus récente mais il est difficile de préciser si elle correspond encore au Bruxellien ou au Lédien. Par contre, un âge lédien (= Lutétien supérieur) peut vraisemblablement être attribué à la Selsey Division. Le *Palaeophis typhaeus* d'Angleterre peut donc provenir du Lutétien inférieur seulement ou peut-être de l'ensemble du Lutétien. Il faut aussi noter que Lydekker (1888) a signalé que trois vertèbres de *P. typhaeus*, dont le gisement n'est pas connu, pourraient provenir de Sheppey (c'est-à-dire un gisement du Cuisien supérieur, voir ci-dessus). Ce point de vue de Lydekker reste douteux.

En Italie, *P. typhaeus* (décrit sous le nom de *P. oweni* par de Zigno, 1882) provient du Monte Duello (aussi nommé Monte Zuello) dont l'âge correspond à la fin de l'Éocène moyen (Altichieri, 1980, et Cappetta, *comm. pers.*). Concernant ici l'Éocène « moyen » mésogéen, il peut s'agir soit du Lutétien supérieur, soit d'un niveau plus récent (? équivalent de l'Auversien).

En Angleterre, *Palaeophis typhaeus* ne semble donc connu de façon certaine qu'au Lutétien, alors qu'en Italie l'espèce pourrait provenir soit du Lutétien supérieur, soit de niveaux équivalents de l'Auversien. En Belgique il apparaît dès le Cuisien supérieur et à l'Éocène moyen il se cantonne au Bruxellien (= Lutétien inférieur). Notons que si les bassins belges et anglais ont fourni un nombre important de vertèbres appartenant à *P. typhaeus*, cette espèce n'a jamais été décelée dans le bassin de Paris. Cela s'explique peut-être par le fait que le bassin parisien connaissait alors une sédimentation calcaire tandis que dans

les bassins belge et anglais elle était détritique. Peut-être *P. typhaeus* était-il réellement absent dans le bassin de Paris en raison d'un milieu défavorable ; mais il se peut aussi que sa présence n'ait pas été détectée, les calcaires étant peu favorables à l'extraction de tels fossiles.

3. Les affinités de *P. toliapicus* et *P. typhaeus*

Comme je l'ai déjà signalé (voir ci-dessus) les espèces de *Palaeophis* peuvent être regroupées en deux ensembles : un groupe d'espèces « primitives » et un groupe d'espèces « évoluées ». Les espèces « primitives », *P. maghrebianus* et *P. virginianus*, ont conservé une morphologie vertébrale très proche de celle des Boidae et leurs ptérapophyses sont très réduites. Les autres espèces de *Palaeophis* ont quelque peu perdu le style boïdé qui caractérise le type primitif. Au sein de ces espèces « évoluées », l'évolution s'est faite dans deux directions : maintien de dimensions transversales relativement importantes mais allongement de la vertèbre chez *P. toliapicus* et *P. littoralis*, réduction des dimensions transversales (= prépondérance des dimensions dorso-ventrales) mais pas d'allongement de la vertèbre chez *P. typhaeus*. Les vertèbres de *P. africanus* s'accordent assez bien avec celles de *P. typhaeus*, cependant elles conservent des prézygapophyses assez importantes comme *P. toliapicus*, mais retiennent aussi une construction assez lourde qui rappelle les espèces « primitives » ; ainsi, tout en pouvant être placé parmi les espèces « évoluées », *P. africanus* représente un intermédiaire morphologique entre ces dernières et les espèces « primitives », mais représente aussi un intermédiaire morphologique entre la tendance évolutive *P. toliapicus* — *P. littoralis* et la tendance *P. typhaeus*.

P. toliapicus et *P. typhaeus* sont donc deux espèces « évoluées » appartenant à des rameaux phylétiques différents. Malgré la présence à des âges sensiblement différents de ces deux espèces dans la même région, il ne peut y avoir de relations d'ancêtre à descendant entre *P. toliapicus* et *P. typhaeus*, espèces dont l'origine reste inconnue.

4. Les autres *Palaeophis* signalés en Europe

Palaeophis longus Owen, 1850

Owen a fondé l'espèce *P. longus* sur quelques vertèbres provenant de Kyson (= Kingston), Suffolk, Angleterre. Ce gisement fait partie des « Suffolk Pebble Beds » qui se situent sous les London Clay (voir tabl. 1). Kyson est donc un gisement Sparnacien (= Yprésien inférieur), (Hooker *et al.*, 1980). D'après Owen (1850*a*), les vertèbres de *P. longus* se caractérisent par la taille réduite de leur hypapophyse, l'absence de l'hypapophyse antérieure, la longueur et l'étroitesse des vertèbres. Le matériel sur lequel a été fondée l'espèce est apparemment perdu. D'après les figures de Owen, les synapophyses sont très étirées en direction antéro-ventrale ; il s'agit d'une caractéristique des vertèbres dorsales très postérieures de nombreux serpents. Les caractères signalés par Owen sont, eux aussi, des caractères de vertèbres dorsales très postérieures. D'après les données disponibles, description et figures de Owen, ces vertèbres peuvent être les ultimes dorsales de n'importe quelle espèce de *Palaeophis*. Le nom *P. longus* ne pouvant être appliqué à aucune espèce définie, ce taxon doit être considéré comme un *nomen dubium*.

Palaeophis giganteus Pomel, 1847

POMEL (1847) a signalé la présence dans le Cuisien de Cuise-la-Motte (Oise, France) de vertèbres « d'Ophidiens gigantesques... qui se distinguent clairement de celles du *Palaeophis toliapicus* Ow., et qui constitueront probablement un genre différent ». Il n'y a ni description ni figure et ce serpent n'est pas nommé. Mais la même année, dans un ouvrage de GRAVES, le nom *Palaeophis giganteus* apparaît (probablement sous la responsabilité de POMEL) dans la liste de faune de Cuise-la-Motte. ROCHEBRUNE (1880), qui n'a pas pu voir le matériel, considère que POMEL est l'auteur de ce nom spécifique.

Le matériel n'a jamais pu être localisé ; comme il n'existe ni description ni figure, le nom *Palaeophis giganteus* doit être considéré comme un *nomen nudum*.

Palaeophis sp., *in* BURTON, 1933

BURTON (1933) a signalé sans commentaire la présence, dans les Barton Clay (Horizon A3) anglais, de très rares vertèbres rapportées à *Palaeophis* sp. Ces niveaux appartiennent à la base de l'Éocène supérieur ; ils sont plus exactement contemporains du Marinésien français, donc partiellement contemporains de l'Assien belge. Cependant, cette mention d'un *Palaeophis* dans l'Éocène supérieur n'est pas accompagnée d'une description ou de figures et cette détermination reste très douteuse. Si elle se vérifiait il s'agirait du plus récent *Palaeophis*.

AUTRES *Palaeophis* EUROPÉENS

LERICHE (1908) a cité et figuré un *Palaeophis*, spécifiquement indéterminable, dans l'Éocène du département de l'Aude ; il lui attribuait un âge lutétien. En fait, dans la région d'où provient ce spécimen, il n'y a pas de Lutétien. Les niveaux qui étaient autrefois, et même encore récemment, assignés au Lutétien appartiennent en fait à l'Éocène inférieur et sont rapportés à un étage local, l'Ilerdien, qui représente la base de l'Éocène inférieur (PLAZIAT, 1975 ; POMEROL, 1975).

HOCH (1975) a signalé un fragment de vertèbre appartenant à *Palaeophis* et provenant du Cuisien inférieur de l'île de Katharinenhof (Allemagne de l'Ouest).

Un fragment de vertèbre appartenant à *Palaeophis* (collection WOUTERS & COUPATEZ) provient de Dormaal (Belgique, base de l'Éocène).

5. MODE DE VIE DE *Palaeophis*

Pendant longtemps, *Palaeophis* a été considéré comme un serpent marin. Cependant, LERICHE (1926), constatant les ressemblances entre ce genre et les Boidae (qu'il désignait sous le nom de Pythonidae), a supposé que *Palaeophis* était en réalité un animal terrestre ; il avait remarqué que ce genre se trouvait toujours dans des gisements littoraux et était souvent associé à des Vertébrés terrestres. D'autre part, Condé-en-Brie, gisement où figure *P. toliapicus*, est d'origine fluvio-marine ou lagunaire (LOUIS, 1966). HOCH (1975) a rapproché le mode de vie de *Palaeophis* de celui de l'actuelle *Enhydrina schistosa* (Elapidae, Hydropheinae) qui est un serpent côtier et estuarien. HECHT *et al.* (1974) ont supposé

que *Palaeophis* occupait la même niche écologique que *Pelamis platurus*, un Hydropheiné actuel ; ces auteurs ont montré que, contrairement à ce qui était admis auparavant, *Pelamis platurus* n'est pas un serpent pélagique (qui aurait d'ailleurs été le seul serpent pélagique) mais qu'il s'agit d'une espèce vivant dans la zone littorale.

Il n'est pas possible de penser, comme l'a fait Leriche, que *Palaeophis* était un serpent terrestre dont les restes étaient entraînés dans les niveaux aquatiques où ils se fossilisaient ; la morphologie vertébrale indique clairement que *Palaeophis* vivait en milieu aquatique. Nous savons maintenant que *Palaeophis* a été trouvé dans des sédiments estuariens, lagunaires et côtiers. Ce n'était probablement pas un serpent pélagique, il devait vivre en milieu littoral et devait remonter les estuaires.

II. Super-famille ACROCHORDOIDEA Bonaparte, 1838

Famille Nigeropheidae Rage, 1975

La famille des Nigeropheidae est fondée sur le genre *Nigerophis* du Paléocène du Niger (Rage, 1975*a*). Il s'agit d'un genre fortement adapté à la vie aquatique. C'est probablement à cette famille qu'il faut rapporter un genre aquatique du Bruxellien.

Genre **WOUTERSOPHIS** Rage, 1980

Woutersophis novus Rage, 1980
(Fig. 8)

Woutersophis novus est un serpent de taille moyenne, plus petit que les *Palaeophis* éocènes, nettement marqué par la vie aquatique. Il accompagne souvent *P. typhaeus* dans les gisements bruxelliens.

Morphologie vertébrale

Les vertèbres évoquent les Palaeopheidae. Cependant, *Woutersophis* se distingue de ces derniers par l'absence d'hypapophyse sur les vertèbres dorsales moyennes et postérieures. Sans être vraiment allongées, les vertèbres de *Woutersophis* sont, en moyenne, plus longues que celles de *Palaeophis*. En vue dorsale, les surfaces des prézygapophyses paraissent plus larges que celles de *P. typhaeus*. La constriction médiane des vertèbres n'est pas forte. Le bord antérieur du zygosphène présente un certain nombre de variations : il peut être nettement concave (cas de l'holotype ; Rage, 1980) ou à peine creusé, voire former de petites protubérances médianes (fig. 8d). Le bord postérieur de l'arc neural possède une échancrure médiane plus profonde que chez *Palaeophis* ; le plancher du zygan-

trum se trouve ainsi en partie exposé dorsalement comme chez les Palaeophcidae et *Nigerophis*.

La face antérieure est plus haute et étroite que celle de *Palaeophis*. Vu de face, le zygosphène, épais et étroit, forme une faible concavité dorsale ou peut être approximativement droit. Le cotyle, dont la partie supérieure n'est pas tronquée, reste circulaire ; il est un peu plus large que le zygosphène. Les prézygapophyses, moins réduites que celles de *P. typhaeus* (fig. 9), évoquent celles de *P. toliapicus*. La partie comprimée des prézygapophyses, situées sous la facette articulaire, est moins saillante latéralement que chez *P. toliapicus*. Les synapophyses occupent une position comparable à celle qui se rencontre chez cette dernière espèce ; sur les dorsales antérieures elles sont toutefois plus fortement abaissées. Sur quelques vertèbres apparaissent, à l'emplacement des foramens paracotyliens, des foramens en nombres irréguliers.

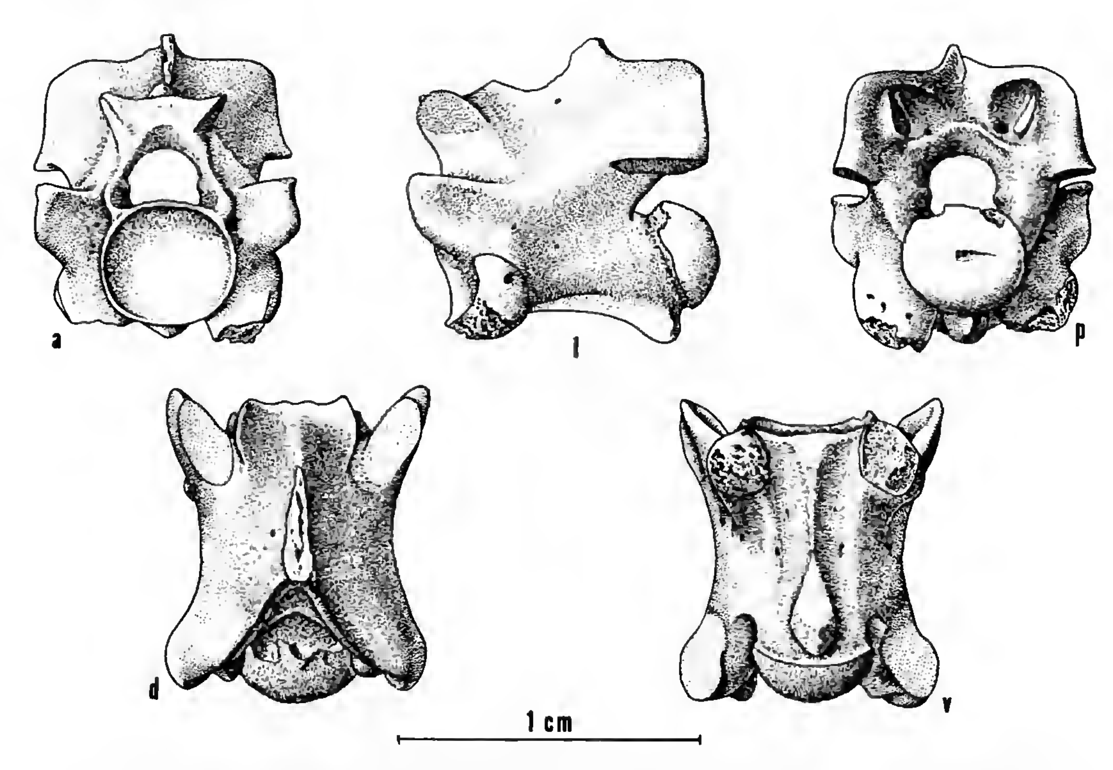


Fig. 8. — *Woutersophis novus*, vertèbre dorsale plus antérieure que l'holotype (collection Wouters & Coupatez, WSE 32W), Woluwé Saint-Étienne (Belgique), Bruxellien (faces antérieure (a), dorsale (d), latérale gauche (l), postérieure (p) et ventrale (v)).

La face latérale montre une neurépine haute, mais assez courte. A la différence de celui des Palaeophcidae, l'axe du condyle s'oriente très légèrement vers le haut. Les synapophyses possèdent une surface articulaire unique, sans trace de subdivision. L'arête verticale de la prézygapophyse a tendance à s'émousser, voire à s'effacer, avant de rejoindre

le sommet de la synapophyse. La présence des foramens latéraux est irrégulière. L'hypapophyse n'existe que sur les vertèbres dorsales antérieures, il ne subsiste qu'une carène hémale sur les dorsales moyennes. Aucune dorsale postérieure n'est connue. Sur les vertèbres antérieures, existe une petite saillie sous le cotyle.

La face ventrale du centrum, étroite et allongée, n'est pas limitée latéralement sur les dorsales moyennes ; en effet, sur ces vertèbres, aucune *margo inferior* n'apparaît. Cependant, sur les vertèbres les plus antérieures, une délimitation est visible dans la partie antérieure. Le centrum ne semble pas rétréci par une constriction à mi-longueur. L'hypapophyse, lorsqu'elle existe, se prolonge antérieurement par une carène qui atteint le cotyle. Les foramens subcentraux sont généralement présents.

En vue postérieure, on remarque surtout le fort soulèvement de l'arc neural, comparable à celui des Palaeopheidae. Toutefois, chez *Woutersophis*, aucune vertèbre ne possède de ptérapophyses ; il n'existe même pas de petites carènes sur les dorsales antérieures comme chez *Nigerophis*. Il faut cependant noter que la plus antérieure des vertèbres connues possède un arc neural formant des angles nets (Rage, 1980 ; fig. B) ; cette morphologie est connue chez les dorsales très antérieures de divers serpents ne possédant pas de ptérapophyses, y compris chez des serpents à arc neural très aplati comme les Erycinae (Boidae).

En raison de leur relatif allongement, de l'absence de ptérapophyses et (sur une partie

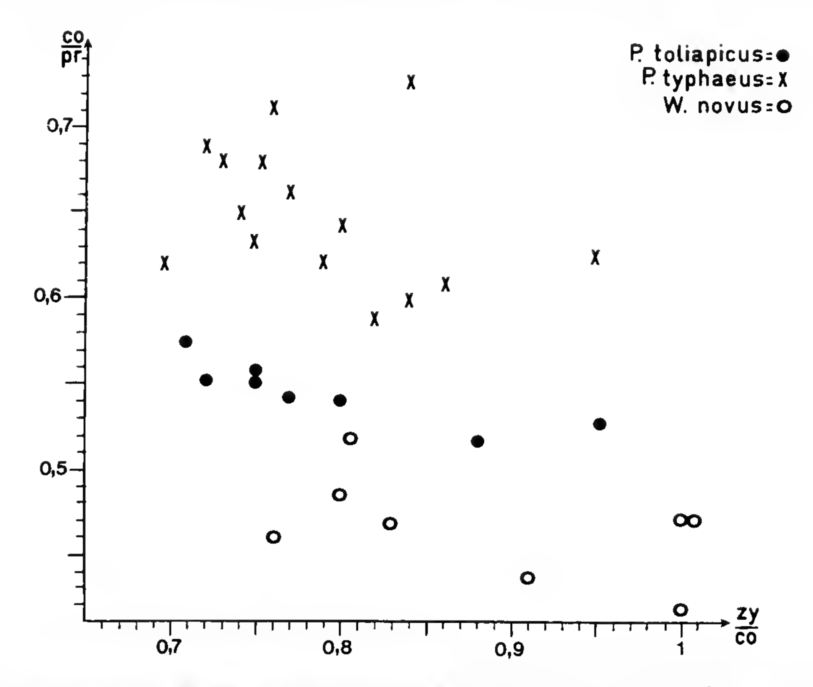


Fig. 9. — Distinction entre *Woutersophis novus* et *Palaeophis typhaeus* dans l'Éocène de Belgique (seul pays où *W. novus* a été trouvé). Les spécimens de *P. toliapicus* provenant de Belgique ont été placés pour comparaison. Le petit nombre de spécimens placés sur le graphique s'explique par le fait que la prise de trois mesures est nécessaire, ce qui est rarement possible sur une même vertèbre en raison de l'état des fossiles (co : diamètre horizontal du cotyle ; pr : largeur de la vertèbre au niveau des prézygapophyses ; zy : largeur du zygosphène).

des vertèbres) de l'hypapophyse, les vertèbres de *Woutersophis* pourraient être confondues avec des dorsales postérieures de *P. toliapicus*. Cependant, comme cela a été signalé ci-dessus, les ptérapophyses ne disparaissent jamais totalement chez *P. toliapicus* où il reste toujours un relief en forme de carène. D'autre part, chez *Woutersophis* le cotyle est circulaire, l'axe du condyle s'oriente légèrement vers le haut et ne reste pas horizontal, la face antérieure de la vertèbre est plus haute et l'échancrure médiane du bord postérieur de l'arc neural est plus profonde.

Il serait aussi possible de supposer que les vertèbres de *Woutersophis* sont, en fait, celles de jeunes *Palaeophis*. Mais chez les jeunes *Palaeophis* les ptérapophyses sont déjà développées (observation effectuée sur des vertèbres de l'Éocène africain). De plus, aucun des caractères juvéniles classiques n'apparaît sur les vertèbres de *Woutersophis* : le cotyle et le condyle sont circulaires alors que chez les jeunes ils sont déprimés dorso-ventralement, en outre chez les jeunes individus le zygosphène est mince, le grand axe de ses facettes s'oriente vers le haut et il n'est pas soutenu par les parties latérales antérieures du canal neural.

Affinités de *Woutersophis*

L'aspect des vertèbres de *Woutersophis* est très particulier et les affinités de ce genre ne se reconnaissent pas aisément. Il est cependant possible d'indiquer que *Woutersophis* se rapporte incontestablement à l'infraordre des Alethinophidia. Les vertèbres de *W. novus* appartiennent au type primitif représenté, chez les Alethinophidia, par les Anilioidea et Booidea ainsi que par les Acrochordoidea et Colubroidea archaïques, c'est-à-dire respectivement les Nigeropheidae et les Anomalopheidae. Ces caractéristiques primitives sont : construction massive avec canal neural petit et des parois épaisses, zygosphène épais, absence de processus prézygapophysaires, synapophyses ne montrant aucune tendance à la subdivision de leur surface articulaire.

Woutersophis ne peut pas appartenir aux Anilioidea car ces derniers possèdent des vertèbres très déprimées. D'autre part, malgré le relatif allongement des vertèbres, *Woutersophis* ne peut pas être considéré comme un Colubroïde primitif car il ne présente aucune tendance vers un allègement des vertèbres. Dans l'ensemble ce genre s'accorde bien avec les Acrochordoidea primitifs et les Booidea.

La compression latérale, qui confère aux vertèbres un aspect très caractéristique, correspond à l'adaptation poussée au milieu aquatique. Chez les Booidea, seuls les Palaeopheidae possèdent de telles vertèbres ; chez les Acrochordoidea, les Nigeropheidae montrent une morphologie très comparable. On notera que les Palaeopheidae et les Nigeropheidae, bien qu'appartenant à des super-familles différentes, sont phylétiquement très proches. En effet, ces deux familles s'enracinent respectivement sur les Booidea et les Acrochordoidea peu après la dichotomie qui conduit à ces deux super-familles (Rage, 1978), c'est-à-dire que leur ancêtre commun ne doit pas être très éloigné.

En plus de la compression latérale, deux tendances différentes apparaissent chez ces formes aquatiques. La prédominance des dimensions dorso-ventrales, conséquence de la compression latérale, est amplifiée par le développement de ptérapophyses et la rétention des hypapophyses chez les Palaeopheidae. Chez les Nigeropheidae, il n'y a pas de ptérapophyses et les hypapophyses ont disparu sur la plus grande partie de la région dorsale,

en revanche les vertèbres se sont allongées. Il faut aussi noter que chez les Palaeopheidae le condyle possède un axe horizontal, c'est une spécialisation propre à la famille ; chez *Nigerophis* le condyle s'oriente légèrement vers le haut.

La grande ressemblance existant entre les vertèbres de *Woutersophis* et des Palaeopheidae pourrait faire supposer que ce genre appartient à une branche phylétique issue des Palaeopheidae. Cependant les Palaeopheidae les plus primitifs possèdent déjà de petites ptérapophyses tout en conservant une morphologie très proche de celle des Boidae. Par sa morphologie vertébrale assez distincte de celle des Boidae, *Woutersophis* s'accorderait plutôt avec un *Palaeophis* « évolué » comme *P. toliapicus*. Mais admettre que *Woutersophis* dérive de Palaeopheidae supposerait que les ptérapophyses, qui se sont développées dans cette famille en liaison avec l'adaptation à la vie aquatique, ont secondairement disparu chez *Woutersophis*, lui aussi aquatique. Il faudrait aussi supposer que l'orientation du condyle, devenue très particulière chez les Palaeopheidae, est redevenue normale chez *Woutersophis*. Il ne semble donc pas possible de retenir une telle hypothèse, *Woutersophis* ne dérive probablement pas de Palaeopheidae.

Dans l'ensemble, *Woutersophis* ressemble à *Nigerophis*. Ce dernier se distingue essentiellement de *Woutersophis* par la morphologie de son centrum dont la section est subtriangulaire et par l'absence permanente de foramens latéraux. Cette morphologie du centrum ne se rencontre que chez les Archaeopheinae et les jeunes *Palaeophis* ; quant à l'absence des foramens latéraux, elle n'est connue que chez les Acrochordoidea. L'absence de ces caractères chez *Woutersophis* rend incertaine l'attribution de ce genre aux Nigeropheidae. Toutefois, par ses tendances générales, *Woutersophis* ne s'accorde qu'avec *Nigerophis* et, tant que ses relations phylétiques précises au sein de l'ensemble Acrochordoidea primitifs — Palaeopheidae ne seront pas connues, *Woutersophis* peut être placé, avec réserves, dans les Nigeropheidae.

Mode de vie de *Woutersophis*

Woutersophis est encore peu connu et il est difficile d'établir s'il s'agissait d'un serpent franchement marin ou si, comme *Palaeophis*, il pouvait vivre en milieu estuarien ou lacustre. Notons simplement que, actuellement, il n'a été trouvé que dans des niveaux marins. On remarquera incidemment que le type d'adaptation à la vie aquatique rencontré chez *Woutersophis* rappelle curieusement celui que l'on connaît chez certains Hydropheinae (Elapidae, Colubroidea). Chez *Enhydrina schistosa*, par exemple, qui est un serpent côtier et estuarien, l'hypapophyse se réduit dans la moitié postérieure du rachis, la neurépine est haute mais courte, l'arc neural est élevé et, bien sûr, il n'y a pas de ptérapophyses. Il s'agit simplement d'une convergence et *Woutersophis* ne peut en aucun cas être rapproché des Colubroidea modernes.

Répartition stratigraphique

Woutersophis novus n'est encore connu qu'en Belgique où, comme *P. typhaeus*, il se cantonne au Bruxellien (= Lutétien inférieur). *W. novus* a été trouvé dans les gisements suivants : Bruxelles (rue de la Tourelle), Etterbeek, Ixelles (cimetière de Burtin), Saint-

Gilles (Chaussée de Charleroi), Woluwé-Saint-Étienne (Sablière Van Pachtenbeke), Woluwé-Saint-Lambert, ainsi peut-être qu'à Forest, Melsbroeck, Nederokkerzeel (Sablière Imbrechts) et Wezembeek-Opphem.

III. Super-famille COLUBROIDEA Oppel, 1811

Les Colubroïdes ne sont connus que depuis l'Éocène. J'avais signalé (*in* de Broin *et al.*, 1974) que, dans le Crétacé supérieur du Niger, figure un serpent qui « pourrait être apparenté à un genre du Paléocène du Niger ... considéré comme un possible Caenophidien primitif ». Il est nécessaire d'effectuer ici une mise au point. Dans la systématique proposée par Hoffstetter (1939, 1962), les Caenophidiens représentent les serpents « évolués » que je nomme Colubroïdes. Le genre du Paléocène du Niger que j'avais signalé en 1974 est maintenant étudié et nommé ; il s'agit de *Nigerophis mirus* qui, s'il n'est pas très éloigné des Colubroïdes primitifs, représente en fait un rameau phylétique détaché de la base des Acrochordoïdes (Rage, 1975*a*, 1978). Le serpent du Crétacé supérieur du Niger, qui n'est connu que par un matériel insuffisant pour une étude détaillée, semblerait donc plutôt apparenté aux Acrochordoïdes primitifs ou, peut-être, aux Palaeopheidae. Connaissant maintenant approximativement les relations phylétiques des groupes qui se placent à l'origine des Colubroïdes et des Acrochordoïdes, il me paraît désormais douteux que ce serpent du Crétacé du Niger puisse se placer dans l'ascendance des Colubroïdes.

Les Colubroïdes les plus anciens proviennent donc de l'Éocène inférieur où ils sont représentés par deux familles : les Anomalopheidae et les Russellopheidae. Un seul spécimen, sur lequel est fondée l'espèce *Anomalophis bolcensis*, appartient aux Anomalopheidae (Auffenberg, 1959). Il provient de La Pesciara (Monte Bolca), Italie, et est approximativement daté de la fin de l'Éocène inférieur. *Russellophis* est l'unique genre qui compose la famille des Russellopheidae. Il s'agit d'un serpent très particulier, connu par ses vertèbres seulement. *Russellophis* apparaît dès la base de l'Éocène, à Silveirinha, Portugal (Antunes et Russell, 1981) et est donc le plus ancien Colubroïde connu.

Famille Russellopheidae Rage, 1978

Genre **RUSSELLOPHIS** Rage, 1975

Russellophis n'a été trouvé que dans l'Éocène inférieur. Les spécimens provenant des gisements plus récents que Silveirinha et Dormaal ont permis de définir une espèce, *Russellophis tenuis*. A Silveirinha et à Dormaal, gisement de la base de l'Éocène inférieur de Belgique (Godinot *et al.*, 1978), *Russellophis* est représenté par un matériel assez rare qui pourrait correspondre à une espèce distincte.

Russellophis tenuis Rage, 1975
(Fig. 10)

Depuis la brève description que j'avais donnée en 1975, un matériel supplémentaire a apporté quelques informations complémentaires.

Morphologie vertébrale

Les vertèbres de *Russellophis* frappent par l'association de caractères primitifs et évolués. Les caractères primitifs sont : l'absence de processus prézygapophysaires et l'absence de distinction entre surfaces diapophysaire et parapophysaire. La légèreté de la construction de la vertèbre et son allongement représentent des caractères évolués.

En vue dorsale, les surfaces articulaires des prézygapophyses sont relativement allongées, quoique larges, et elles s'orientent obliquement en direction antéro-latérale comme chez les Palaeopheidae et les Nigeropheidae. La constriction médiane paraît un peu plus marquée que chez *Woutersophis*. Le zygosphène possède un bord antérieur trilobé. L'échancrure médiane du bord postérieur de l'arc neural n'est pas aussi profonde que chez les Palaeopheidae et les Nigeropheidae : le plancher du zygantrum n'apparaît pas en vue dorsale.

En vue antérieure, aucune trace de compression latérale n'est visible. Le canal neural est très grand. Le zygosphène, mince et très large, évoque clairement la morphologie des Colubroïdes ; il présente une nette convexité dorsale. Le cotyle est petit, circulaire et beaucoup plus étroit que le zygosphène. Les facettes articulaires des prézygapophyses montrent une orientation inhabituelle ; elles ne se tournent pas vers le plan sagittal mais elles s'orientent vers l'extérieur. Cette orientation, nette sur les dorsales moyennes, s'atténue sur les dorsales postérieures mais ne disparaît que sur les ultimes dorsales où la surface articulaire devient horizontale. Il n'y a pas de processus prézygapophysaires mais les prézygapophyses présentent, sous la facette articulaire, la même compression verticale que les Palaeopheidae et les Nigeropheidae ; cependant, à la différence de ce qui se produit dans ces deux familles, la lame ainsi formée est à peine saillante. Les synapophyses sont relativement basses, leur surface articulaire s'oriente assez nettement en direction ventrale. Deux profondes dépressions se situent de chaque côté du cotyle ; apparemment, il n'existe pas de foramens paracotyliens au fond de ces dépressions.

En vue latérale, la neurépine montre une élévation modérée sur les vertèbres dorsales moyennes (voir l'holotype ; Rage, 1975*b*) ; elle devient plus basse sur les dorsales postérieures et sur les caudales. Le bord antérieur de la neurépine est oblique ; il prend naissance juste derrière le zygosphène. Le condyle s'oriente légèrement vers le haut ; il se distingue nettement du centrum grâce à une constriction beaucoup plus marquée que chez les Palaeopheidae et les Nigeropheidae. Les synapophyses possèdent une surface articulaire dont les parties diapophysaire et parapophysaire se distinguent mal (chez les Palaeopheidae et les Nigeropheidae il n'existe aucune trace de distinction entre ces deux parties). Les foramens latéraux sont présents. Sur les vertèbres dorsales moyennes et postérieures existe une carène hémale ; sur les dernières dorsales apparaît une petite hypapophyse cloacale.

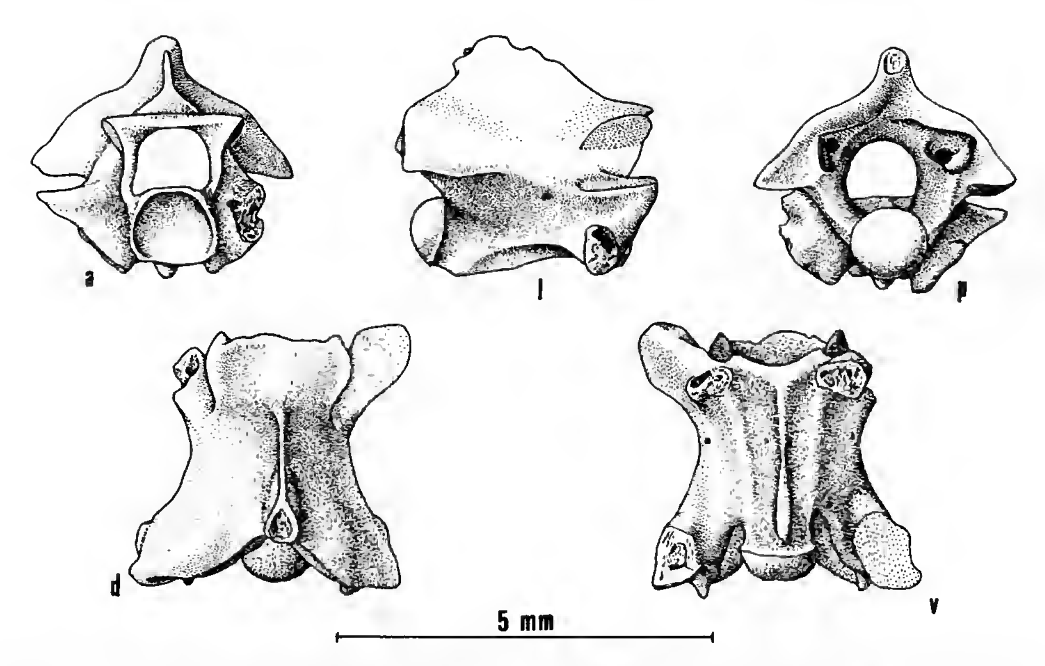


Fig. 10. — *Russellophis tenuis*, vertèbre dorsale moyenne (MNHN, CB 1623), Condé-en-Brie (France), Cuisien (faces antérieure (a), dorsale (d), latérale droite (l), postérieure (p) et ventrale (v)).

Aucune vertèbre très antérieure, munie d'une longue hypapophyse, n'est connue ; cependant, quelques dorsales relativement antérieures possèdent une très courte hypapophyse.

La face ventrale du centrum, remarquablement étroite et allongée sur les vertèbres dorsales moyennes, est bien limitée latéralement par des *margines inferiores* (= « subcentral ridges »). Ces *margines inferiores* divergent faiblement vers l'avant, donnant à la face ventrale la forme d'un triangle très allongé. La carène hémale est très comprimée latéralement et tranchante. Les foramens subcentraux sont présents.

La vue postérieure est l'une des plus caractéristiques. L'arc neural est très haut sur les dorsales antérieures et moyennes ; il affecte grossièrement la forme d'un demi-cercle. Sur les dorsales postérieures, la hauteur de l'arc neural se réduit mais elle reste relativement importante. Malgré le fort soulèvement de l'arc neural, il n'existe aucune trace de ptérapophyses. Les facettes articulaires des postzygapophyses occupent une position basse, à peine au-dessus du plancher du canal neural ; chez les Palaeopheidae et les Nigerophcidae, ces facettes articulaires se situent beaucoup plus haut. Les facettes articulaires des postzygapophyses regardent vers le condyle et non vers l'extérieur, sauf sur les ultimes dorsales où elles sont horizontales. Le condyle est très petit.

Les vertèbres caudales sont allongées et leur neurépine est basse. Elles possèdent des pleurapophyses et des hémapophyses. Les facettes zygapophysaires restent horizontales.

Affinités de *Russellophis*

Le style général, le très fort allègement et l'allongement des vertèbres indiquent que *Russellophis* se place dans la lignée qui conduit aux Colubroïdes. Cependant, *Russellophis* n'a pas atteint le grade évolutif des Colubroïdes modernes ; il ne possède pas de processus prézygapophysaires et la subdivision de la surface articulaire de ses synapophyses est à peine esquissée. Comme *Anomalophis*, *Russellophis* représente donc très probablement un stade colubroïde primitif. Les caractères colubroïdes sont restés à un stade plus primitif chez *Anomalophis* que chez *Russellophis* : la construction des vertèbres d'*Anomalophis* est moins légère que celle de *Russellophis*, de plus *Anomalophis* a conservé un zygosphène massif qui évoque encore le style booïde. *Anomalophis* apparaît donc comme plus primitif que *Russellophis*. Ces deux genres appartiennent sans doute à deux rameaux phylétiques distincts qui se sont dégagés successivement, *Anomalophis* d'abord, du tronc commun conduisant aux Colubroïdes modernes.

Dans l'ensemble, le style vertébral de *Russellophis*, hormis l'absence d'hypapophyses sur les dorsales moyennes et postérieures, évoque celui des Natricinae (Colubridae) et de certains Hydropheinae (Elapidae). Tout comme certains caractères de *Woutersophis* rappellent des particularités d'*Enhydrina*, des caractères de ce dernier genre se retrouvent chez *Russellophis*. *Enhydrina* présente un allongement du centrum et une élévation de l'arc neural très comparables à ceux de *Russellophis* ; de plus, dans ces deux genres, les surfaces articulaires des zygapophyses montrent une orientation différente de celle de la très grande majorité des serpents. Toutefois, *Enhydrina* possède toutes les caractéristiques des Colubroïdes actuels : surfaces synapophysaires subdivisées en aires dia- et parapophysaire, présence de processus prézygapophysaires et de foramens paracotyliens. Il faut d'ailleurs reconnaître que, en ne tenant compte que de ces deux genres, rien n'empêche de placer *Russellophis* dans l'ascendance d'*Enhydrina*. Cependant, les Hydropheinae dérivent de Colubridae « aglyphes » eux-mêmes nés après la dichotomie qui a donné naissance aux Colubridae et aux Viperidae (Rage, sous presse) ; or, *Russellophis* ne peut pas être placé dans l'ascendance directe des Colubridae et Viperidae donc, a fortiori, dans celle d'*Enhydrina*. Les ressemblances existant entre *Russellophis* et *Enhydrina*, tout comme celles qui apparaissent entre ce dernier genre et *Woutersophis*, sont peut-être liées au mode de vie aquatique.

Mode de vie de *Russellophis*

La position basse des synapophyses correspond probablement à une adaptation à la vie aquatique. Les vertèbres ne présentent aucune autre caractéristique liée à ce milieu ; les côtes, si elles étaient connues, pourraient apporter d'importants renseignements. *Russellophis* était moins adapté à la vie aquatique que *Palaeophis* et *Woutersophis* et ne se déplaçait probablement pas en milieu nettement marin ; il devait vivre dans les fleuves, lacs et estuaires.

Parmi les gisements qui ont fourni *Russellophis*, aucun n'est franchement marin.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE

En dehors d'espèces non identifiées de la base de l'Éocène, en Belgique (Dormaal) et au Portugal (Silveirinha), *Russellophis* n'est représenté que par l'espèce *R. tenuis* connue en France seulement, surtout dans le bassin de Paris.

TABLEAU I. — Répartition stratigraphique des espèces étudiées.

	BASSIN de PARIS	BELGIQUE	ANGLETERRE	DAN.	IT.	Ext.max.
AUV.	Sables d'Auvers et Beauchamp	Sables de Wemmel	Huntingbridge Div.		?	?
LUTETIEN	"Caillasse"				2	
	Calcaire à N. variolarius et O. complanatus	Sables de Lède	Selsey Division ? Marsh Farm Fm. ?			2
	Calcaire grossier à N. laevigatus	Sables de Bruxelles 2 3	Earnley Formation 2			3
CUISIEN	Sables de Cuise 1 4	Sables du Mt Panisel Sables de Mons en Pévèle 1 2 Argiles d'Ypres 1	Wittering Div. 1 ? London Clay	1		1 4
SPARNACIEN	Argiles plastiques et à lignites 4	Formation de Landen	Blackheath Beds Suffolk Pebble Beds Woolwich Beds			

AUV. : Auversien ; DAN. : Danemark ; IT. : Italie ; Ext. max. : extension stratigraphique maximale ; 1 : *Palaeophis toliapicus* ; 2 : *Palaeophis typhaeus* ; 3 : *Woutersophis novus* ; 4 : *Russellophis tenuis*.

Le plus ancien représentant de *R. tenuis* provient de Mutigny, gisement sparnacien qui semble occuper une position approximativement moyenne au sein de ce sous-étage. Avenay, un autre gisement Sparnacien, plus récent que Mutigny, a fourni cette espèce. *R. tenuis* se retrouve à Condé-en-Brie, au milieu du sous-étage Cuisien, ainsi qu'à Grauves Cuisien plus récent. Tous ces gisements se situent dans le bassin de Paris. En dehors de cette région, un seul gisement a fourni *R. tenuis* ; il s'agit de Mas-de-Gimel, dans le sud de la France, gisement approximativement contemporain de Grauves (CAPPETTA *et al.*, 1968). *Russellophis* n'est donc connu que dans l'Yprésien.

IV. CONCLUSIONS

Bien que les serpents marins de l'Éocène ne soient actuellement assez bien connus qu'en Europe occidentale, essentiellement dans trois pays (Belgique, France, Grande-Bretagne), ces fossiles apportent d'intéressantes indications stratigraphiques.

Palaeophis toliapicus est connu dans tout le Cuisien, depuis la base du sous-étage (au Danemark) jusqu'à son sommet (Angleterre et Belgique).

Palaeophis typhaeus est, dans l'ensemble, plus récent. Il apparaît au Cuisien supérieur (Belgique et, peut-être, Angleterre), puis est connu avec certitude à la base du Lutétien (Bruxellien en Belgique et niveaux équivalents en Angleterre) et se retrouve jusqu'à la partie supérieure du Lutétien ou dans l'Auversien en Italie.

Woutersophis novus caractérise la base du Lutétien belge (Bruxellien).

Russellophis tenuis apparaît au milieu du Sparnacien et atteint un niveau assez élevé dans le Cuisien.

Ces indications ne sont certainement pas définitives. Les serpents, et surtout les serpents marins, ont été très peu étudiés jusqu'à présent. Il est possible, et même probable, que la répartition géographique, et peut-être la distribution stratigraphique, de ces espèces seront sensiblement étendues par la découverte de nouveaux gisements.

Remerciements

Ce travail a pu être réalisé grâce à un matériel dont une partie importante a été collectée par P. Coupatez, J. Herman, P. Louis, D. E. Russell et G. Wouters. J'ai pu étudier les spécimens conservés à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique grâce à l'amabilité de MM. P. Bultynck et L. Nuyts. H. Cappetta, G. R. Case, J. Herman, J. J. Hooker et G. Wouters m'ont fourni d'indispensables renseignements sur la stratigraphie de diverses régions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Altichieri, L., 1980. — Il giacimento di Monte Duello (Verona). *In* : I Vertebrati fossili italiani, catalogo della Mostra. Verona, p. 159-160, 2 fig.

Andrews, C. W., 1924. — Note on some Ophidian vertebrae from Nigeria. *In* : W. Russ, The Phosphats Deposits of Abeokuta Province. *Geol. Surv. Nigeria*, **7** : 39-43, 2 fig.

Antunes, M. T., et D. E. Russell, 1981. — Le gisement de Silveirinha (Bas Mondego, Portugal) : la plus ancienne faune de Vertébrés éocènes connue en Europe. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, III, **293** (15) : 773-776.

Arambourg, C., 1952. — Les Vertébrés fossiles des gisements de Phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, **92** : 1-372, 62 fig., 7 tabl., 44 pl.

Auffenberg ,W., 1959. — *Anomalophis bolcensis* (Massalongo), a new genus of fossil snake from the Italian Eocene. *Breviora*, **114** : 1-16, 4 fig.

Broin, F. de, E. Buffetaut, J. C. Koeniguer, J. C. Rage, D. Russell, P. Taquet, C. Vergnaud-Grazzini et S. Wenz, 1974. — La faune de Vertébrés continentaux du gisement d'In Beceten (Sénonien du Niger). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **279** (6) : 469-472.

Burtin, F. X., 1784. — Oryctographie de Bruxelles ou description des fossiles tant naturels qu'accidentels découverts jusqu'à ce jour dans les environs de cette ville. Fol, p. 1-152, 32 pl.

Burton, E. St. J., 1933. — Faunal horizons of the Barton Beds in Hampshire. *Proc. geol. Ass.*, **44** : 131-167, tabs.

Cappetta, H., J. L. Hartenberger, B. Sigé et J. Sudre, 1968. — Une faune de Vertébrés de la zone de Cuis dans l'Éocène continental du Bas-Languedoc (gisement de Mas-de-Gimel, Grabels, Hérault). *Bull. Bur. Rech. géol. min.*, 2e sér., **1** (3) : 45-48, 1 fig.

Chateauneuf, J. J., et C. Gruas-Cavagnetto, 1978. — Les zones de Wetzeliellaceae (Dynophyceae) du bassin de Paris. *Bull. Bur. Rech. géol. min.*, sect. IV : 59-93, 4 fig., 5 pl.

Costa, L. I., et C. Downie, 1976. — The distribution of the Dinoflagellate *Wetzeliella* in the Palaeogene of North-Western Europe. *Palaeontology*, **19** (4) : 591-614, 6 fig., pl. 92.

Costa, L. I., C. Denison et C. Downie, 1978. — The Palaeocene/Eocene boundary in the Anglo-Paris Basin. *J. geol. Soc. London*, **135** : 261-264, 2 fig.

Emelianov, S. N., 1936. — Die Morphologie der Tetrapodenrippen. *Zool. Jb.*, Abt. Anat., **62** : 173-274.

Gilmore, C. W., 1938. — Fossil snakes of North America. *Geol. Soc. Am.*, spec. pap., **9** : 1-96, 38 fig., 4 pl.

Godinot, M., F. de Broin, E. Buffetaut, J. C. Rage et D. E. Russell, 1978. — Dormaal : une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **287** (14) : 1273-1276.

Graves, L., 1847. — Essais sur la topographie géognosique du département de l'Oise. Desjardins, xv + 804 p.

Hecht, M. K., C. Kropach et B. M. Hecht, 1974. — Distribution of the yellow-bellied sea snake, *Pelamis platurus*, and its significance in relation to the fossil record. *Herpetologica*, **30** (4) : 387-396, 1 fig., 3 tab.

Herman, J., 1982. — Additions to the Eocene Fish fauna of Belgium. 5. The discovery of *Mustelus* teeth in Ypresian, Paniselian and Wemmelian strata. *Tertiary Res.*, **3** (4) : 189-193, 1 fig. 1 pl.

Herman, J., et M. Crochard, 1979. — Additions to the Eocene fish fauna of Belgium. 4. *Archaeomanta*, a new genus from the Belgium and North African Palaeogene. *Tertiary Res.*, **2** (2) : 61-67, 5 fig., 1 pl.

Hoch, E., 1975. — Amniotes remnants from the Eastern part of the lower Eocene North Sea Basin. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, no 218 (Problèmes actuels de paléontologie) : 543-562, 4 fig., 8 pl.

Hoffstetter, R., 1939. — Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des Ophidiens. *Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **15** (3) : 1-78, 13 fig., 2 pl.

— 1955. — Les Serpents marins de l'Éocène. *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, **1-2** : 16-18.

— 1958. — Un serpent marin du genre *Pterosphenus* (*Pt. sheppardi* nov. sp.) dans l'Éocène supérieur de l'Équateur (Amérique du Sud). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 6e sér., **8** : 45-50, pl. VII.

— 1961. — Nouvelles récoltes des serpents fossiles dans l'Éocène supérieur du désert libyque. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **33** (3) : 326-331, 1 fig.

— 1962. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. *Colloque int. Cent. natn. Rech. scient.*, no 104 (Problèmes actuels de paléontologie) : 243-279.

Hoffstetter, R., et J. P. Gasc., 1969 — Vertebrae and ribs of modern Reptiles. *In* : Biology of the Reptilia (C. Gans et T. Parsons ed.). Academic Press, **1** : 201-310, 82 fig.

Hooker, J. J., A. N. Insole, R. T. J. Moody, C. A. Walker et D. J. Ward, 1980. — The distribution of Cartilaginous Fish, Turtles, Birds and Mammals in the British Paleogene. *Tertiary Res.*, **3** (1) : 1-45, 1 tab.

Janensch, W., 1906. — *Pterosphenus schweinfurthi* Andrews und die Entwicklung der Palaeophiden. *Archiv. Biontol.*, **1** (3) : 311-350, pl. XXVI-XXVII.

King, C., 1981. — The stratigraphy of the London Clay and associated deposits. *Tertiary Res.*, spec. pap. 6 : 158 p., 52 fig.

Kockel, F., 1980. — A lithostratigraphic Scheme for the NW-European Tertiary Basin. (Par le « Subgroup Lithostratigraphy and Maps », IGCP program. 124, F. Kockel compilateur.) *Newsl. Stratigr.*, **8** (3) : 236-237, 1 tab.

Kuhn, O., 1939. — Squamata. *Fossil. Cat.*, 1 : Animalia, **86** (Ophidia) : 1-33.

— 1963. — Serpentes. *Fossil. Cat.*, 1 : Animalia, **103** : 1-45.

Lericne, M., 1908. — Les Vertébrés du Nummulitique de l'Aude (Corbières septentrionales.) *In* : L. Doncieux, Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault, Corbières septentrionales. *Annls Univ. Lyon*, n. sér., **1** (22) : 1-19, pl. I.

— 1926. — Sur les Vertébrés de l'Argile d'Ypres (Yprésien) et sur les « *Palaeophis* » de l'Éocène de la Belgique. *Bull. Soc. belge Géol. Paléont. Hydrol.*, **36** : 13-24, 1 fig., 2 pl.

Louis, P., 1966. — Note sur un nouveau gisement situé à Condé-en-Brie (Aisne). *Annls Univ. A.R.E.R.S.*, **4** (3) : 108-118, 1 fig., 1 tabl.

Lydekker, R., 1888. — Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. Part. I. London : xxviii + 1-309, 69 fig.

Owen, R., 1841. — Description of some ophidiolites (*Palaeophis toliapicus*) from the London clay at Sheppey, indicative of an extinct species of serpent. *Trans. geol. Phys. Soc.*, **6** : 209-210, pl. XXII.

— 1842. — Report on British fossil Reptiles. Part II. *Rep. Br. Ass. Advmt Sci.*, 11th meet., Plymouth 1841, p. 60-204.

— 1850*a*. — Monograph on the fossil Reptilia of the London Clay. Part III. Ophidia. *Palaeontogr. Soc.* [*Monogr.*], **3**, pt 2 (6) : 51-68, pl. XIII-XVI.

— 1850*b*. — Description of the remains of the fossil Reptiles from the Tertiary deposits of Bracklesham and Bognor, in the Museum of Frederik Dixon, Esq., or figured in the present work. *In* : F. Dixon, The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous formations of Sussex. London, p. 206-224, fig. 1, 3, 7, 13-15.

Plaziat, J. C., 1975. — L'Ilerdien à l'intérieur du Paléogène languedocien ; ses relations avec le Sparnacien, l'Ilerdien sud-pyrénéen, l'Yprésien et le Paléocène. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **17** (2) : 169-182, 3 fig., 1 tabl.

Pomel, A., 1847. — Note sur les Mammifères et les Reptiles fossiles des terrains éocènes de Paris, inférieurs au dépôt gypseux. *Archs Sci. phys. nat.*, **4** : 326-330.

Pomerol, C., 1973. — Ère cénozoïque. Doin, Paris : 269 p., 235 fig., 14 tabl.

— 1975. —La signification de l'Ilerdien et l'intérêt de cet étage dans la stratigraphie du Paléogène mésogéen. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **17** (2) : 213-217.

— 1982. — The Cenozoic era. Tertiary and Quaternary. Ellis Horwood, Chichester : 272 p., 235 fig.

Rage, J. C., 1975*a*. — Un serpent du Paléocène du Niger. Étude préliminaire sur l'origine des Caenophidiens (Reptilia, Serpentes). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **281** (9) : 515-518, 1 fig.

— 1975*b*. — Un Caenophidien primitif (Reptilia, Serpentes) dans l'Éocène inférieur. *C. r. Somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, **2** : 46-47, 1 fig.

— 1978. — L'origine des Colubroïdes et des Acrochordoïdes (Reptilia, Serpentes). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **286** (8) : 595-597, 1 fig.

— 1980. — Un Serpent nouveau de l'Éocène de Belgique. Le problème des Serpents marins du Paléogène. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **291** (5) : 469-471, 1 fig.

— (*Sous presse*). — Serpentes. Handbuch der Paläoherpetologie/Encyclopedia of Paleoherpetology, part 11, G. Fischer, Stuttgart/New York.

Rage, J. C., et G. Wouters, 1979. — Découverte du plus ancien Palaeopheidé dans le Maestrichtien du Maroc. *Géobios*, **12** (2) : 293-296, 1 fig.

Rochebrune, A. T. de, 1880. — Révision des Ophidiens fossiles du Muséum d'Histoire naturelle. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **3** : 271-296, pl. 12.

Russell, D. E., N. Bonde, E. Boné, F. de Broin, M. Brunet, E. Buffetaut, J. M. Cordy, J. Y. Crochet, H. Dineur, R. Estes, L. Ginsburg, M. Godinot, M. C. Groessens, P. Gigase, C. J. O. Harrison, J.-L. Hartenberger, E. Hoch, J. J. Hooker, A. N. Insole, B. Lange-Badré, P. Louis, R. Moody, J. C. Rage, J. Rémy, K. Rothausen, B. Sigé, D. Sigogneau-Russell, R. Springhorn, J. Sudre, H. Tobien, M. Vianey-Liaud, R. Vinken et C. A. Walker, 1982. — IGCP Project 124 : The Northwestern European Tertiary Basin. Tetrapods of the Northwest European Tertiary Basin. *Geol. Jb.*, A, **60** : 5-77, 3 tab.

Tatarinov, L. P., 1963. — Pervaja nakhodka v SSSR drevnikh morskikh zmej. *Paleontologiya Zh.*, **2** : 109-115, 5 fig.

Zigno, A. de, 1882. — Nuevo aggiunte alla fauna eocena del Veneto. *Memorie R. Ist. veneto Sci.*, **21** : 775-789, 1 pl.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section C, nº 2 : 243-263.

Omphalosaurus nisseri (Wiman, 1910), un ichthyoptérygien à denture broyeuse du Trias moyen du Spitsberg

par Jean-Michel Mazin

Résumé. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman, 1910) est révisé à partir d'un nouveau matériel provenant de la limite Trias inférieur-Trias moyen du Spitsberg. Le genre *Pessopteryx* Wiman, 1910, est synonyme du genre *Omphalosaurus* Merriam, 1906. Les espèces *P. minor*, *P. artica* et *P. pinguis* Wiman, 1910, sont *nomina dubia*. Les Omphalosauria n'existent pas et les deux espèces du genre *Omphalosaurus* doivent être considérées comme des Ichthyopterygia.

Abstract. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman, 1910) is revised on a new material from the boundary between the Lower Triassic and Middle Triassic of Spitzbergen. The genus *Pessopteryx*, Wiman, 1910, is a synonym of the genus *Omphalosaurus* Merriam, 1906. The species *P. minor*, *P. arctica* and *P. pinguis* Wiman, 1910, are *nomina dubia*. The Omphalosauria do not exist and the two species of the genus *Omphalosaurus* must be considered as Ichthyopterygia.

J. M. Mazin, *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie humaine, Université Paris VI, 4, place Jussieu, 75230 Paris cedex 05.*

Introduction

En 1910, Wiman crée l'espèce *Pessopteryx nisseri* n. g., n. sp. à partir d'un matériel provenant du « niveau inférieur à Reptiles » du Trias du Spitsberg [c'est-à-dire Spathien Anisien (Buchan *et al.*, 1965 ; Cox et Smith, 1973)]. Ce matériel consistait en os des membres, quelques vertèbres, et en fragments osseux portant de nombreuses rangées de dents (Wiman, 1910 : 139, pl. VIII-IX). L'espèce *Pessopteryx nisseri* fut donc érigée sur cet ensemble de matériel (syntypes), mais Wiman propose d'en extraire trois lectotypes attribuables à trois autres nouvelles espèces du genre *Pessopteryx* (Wiman, 1910 : 143, pl. X). Ces trois lectotypes sont trois humérus « atypiques » correspondant à *P. minor* Wiman, 1910, *P. pinguis* Wiman, 1910, et *P. arctica* Wiman, 1910.

En 1911, lors d'une étude comparative entre les faunes reptiliennes marines du Trias d'Amérique du Nord et du Spitsberg, Merriam propose une synonymie du genre *Pessopteryx* Wiman, 1910, avec le genre *Omphalosaurus* Merriam, 1906, dont l'espèce-type est *O. nevadanus* Merriam, 1906 (Merriam, 1911 : 326). Wiman accepte cette synonymie en 1916 (Wiman, 1916 : 70-71), pour une partie du matériel, mais maintient le genre *Pessopteryx* pour le reste. Les espèces des genres *Pessopteryx* et *Omphalosaurus* n'ont jamais été révisées depuis.

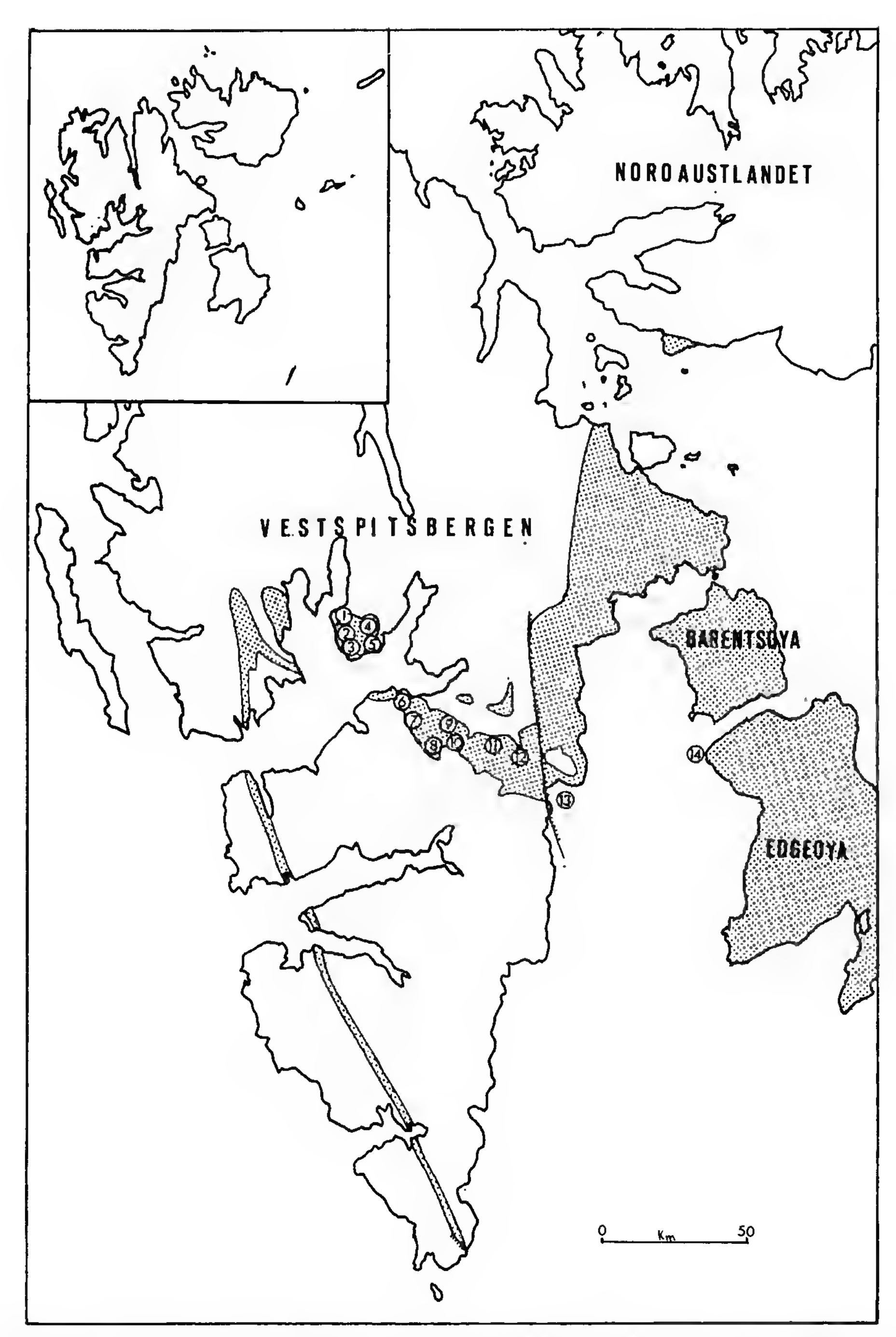


Fig. 1. — Localisation des gisements à *Omphalosaurus nisseri*. Le Trias est symbolisé par des pointillés. Dickson Land : 1, Mt Heimen ; 2, Mt Kongress ; 3, Mt Tschermak ; 4, Mt Ibsen ; 5, Mt Saurie. — Sassendalen : 6, Mt Botneheia ; 7, Mt Marmier ; 8, Mt Sticky Keep ; 9, Mt Viking ; 10, Mt Trident ; 11, Mt Milne Edwards ; 12, Mt Stensiö ; 13, Baie d'Agardh. — 14, Cap Lee.

					Séquence	Wiman
JURASS.	Lias	Toarcien			Conglomérats	
			Groupe de Kaap Toscana	Formation de De Geerdalen	Schistes et Grès continentaux	
TRIAS	Supérieur	Rhetien				
		Norien				
		Carnien		Formation de Tschermak	Schistes argileux contenant de petits nodules ferreux	Niveau supérieur à Reptiles
	Moyen	Ladinien	?			
		Anisien	Groupe de la Sassendalen	Formation de Botnehia	Schistes carton Schistes bitumineux à Daonella	Niveau inférieur à Reptiles
	Inférieur	Spathien		Formation de Sticky Keep	Schistes et Schistes argileux à Posidomya	Niveau à Grippia
		Smithien			Nodules calcaires	Niveau à Poissons
		Dienerien		Formation de Vardebukta	Grès, schistes et schistes argileux à Myalina et Pseudomonotis	
		Griesbachien				

Fig. 2. — Stratigraphie du Spitsberg d'après Wiman (1910, 1928), Buchan *et al.* (1965) et Cox & Smith (1973).

Si le genre *Omphalosaurus* n'est pas contestable en soi, son rattachement aux Ichthyopterygia a été jusqu'alors très discuté. Lorsque Merriam a créé le genre en 1906, la morphologie dentaire inhabituelle l'amène à créer un nouvel ordre, distinct de celui des Ichthyopterygia : les Omphalosauria. Le matériel étudié par Merriam, outre les fragments de crâne et les quelques vertèbres en connexion, comprenait des éléments de membres que cet auteur ne décrivit pas, considérant cette association comme accidentelle (Merriam, 1911 : 325).

Lorsqu'en 1910 Wiman décrit le genre *Pessopteryx*, de nombreux os des membres sont également associés au matériel crânien (Wiman, 1910 : 139, pl. VIII-IX), mais Merriam n'admet pas non plus cette association et suggère que ces os soient rattachés à un ichthyoptérygien du type *Shastasaurus* (Merriam, 1911 : 325).

Après avoir été comparé aux Placodontia, aux Plesiosauria et aux Rhynchosauria (Merriam, 1906), *Omphalosaurus* restait le seul représentant de l'ordre des Omphalosauria.

Mc Gowan (1972 : 4) note, suivant Merriam, qu'il est incorrect de considérer *Omphalosaurus* comme un Ichthyopterygia.

Matériel : Le matériel rapporté du Spitsberg par les missions Lehman 1964 et CNRS-Muséum 1969 est très comparable à celui qui fut étudié par Wiman en 1910. Très fragmentaire, il comprend des vertèbres, des os de membres et quelques os portant de nombreuses dents disposées en plusieurs rangées. Aucun élément n'a été trouvé en connexion, l'ensemble ayant été récolté dans le niveau inférieur à Reptiles du Trias des monts Viking, Heimen et Ibsen (Sassendalen et Dickson Land) [c'est-à-dire Spathien-Anisien (Buchan *et al.*, 1965 ; Cox et Smith, 1973)] (fig. 1 et 2). Ce matériel est conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris et répertorié sous les numéros SVT 205 à SVT 217 pour les os dentés et SVT 218 à SVT 294 pour les restes post-crâniens.

DESCRIPTION

Classe ICHTHYOPTERYGIA

OMPHALOSAURUS Merriam, 1906

Omphalosaurus nisseri (Wiman, 1910)

1910 — *Pessopteryx nisseri* Wiman : 139, fig. 1.34, tab. VIII et fig. 1.37a, tab. IX.
1911 — *Pessopteryx (Omphalosaurus ?) nisseri* ; Merriam : 326.
1916 — *Omphalosaurus* sp. (?) Merriam, 1906 ; Wiman : 71.
1916 — *Pessopteryx nisseri* ; Wiman : 71.

Syntypes : Matériel étudié par Wiman en 1910, conservé à l'Université d'Upsala (Suède).

Autre matériel : Pièces SVT 205 à SVT 294 conservées à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris.

Strate-type : Niveau inférieur à Reptiles : Spathien-Anisien (limite Trias inférieur-Trias moyen).

Gisement-type : Spitsberg : Sassendalen, Dickson Land.

Diagnose émendée (caractères dérivés de l'espèce) : Grosses dents broyeuses à couronne basse et hémisphérique, organisées en trois rangées. Base des dents pouvant être légèrement plissée. Petites dents palatines probables.

Restes crâniens

Le matériel crânien est représenté uniquement par quelques solides fragments osseux portant un grand nombre de dents (pl. I). Ce matériel est similaire de celui qui fut brièvement décrit par Wiman en 1910. Pour cet auteur, les fragments osseux : « ... seraient des fragments de maxillaire et de mandibule correspondante, ..., les dents antérieures plus petites, n'ayant pas encore été découvertes. » Étant donné la taille et la morphologie de ces dents, il est effectivement possible que l'on soit en présence de dents postérieures, mais il serait

hasardeux de conclure sur une éventuelle hétérodontie chez *Omphalosaurus nisseri* dans l'état actuel de nos connaissances.

Très peu de dents présentent une couronne intacte, beaucoup étant usées, cassées ou broyées. Ces couronnes sont assez basses, larges, hémisphériques ou légèrement coniques. Elles présentent une fine ridulation verticale semblable à celle que l'on rencontre chez *Grippia longirostris* ou *Mixosaurus cornalianus*. Comme le fait remarquer Merriam (1906 : 77) à propos d'*O. nevadanus*, la forme générale de ces dents rappelle celle des Pycnodontes. Un polissage transversal effectué sur l'une des couronnes permet de constater la non-continuité des canalicules de la dentine dans le tissu périphérique dense. Il n'y a donc pas de durodentine, mais de l'émail, ce qui exclut toute attribution à un Poisson.

La racine est ouverte à la base, délimitant une importante cavité pulpaire (pl. I B). L'absence de plicature de la racine est retenue pour caractériser les dents d'*Omphalosaurus nevadanus* (Merriam, 1911 : 331) et, par voie de conséquence, utilisée comme argument pour écarter cette espèce des Ichthyopterygia. Toutefois, Wiman (1910, fig. 30, pl. IX) figure une série de dents d'*Omphalosaurus nisseri* présentant, pour quelques-unes, une plicature très simple. Merriam (1911 : 324) fait remarquer que ces dents sont plus grosses que celles qui sont habituellement rencontrées chez *Omphalosaurus*. En fait, il semble que quelques racines présentent une plicature très simple, la majorité des dents d'*Omphalosaurus nisseri* présentant une racine non plicaturée.

Chaque dent est insérée dans un alvéole distinct. La racine reste indépendante de l'os porteur et la fixation paraît assurée par un tissu organique non calcifié (pl. I B).

Le caractère le plus remarquable d'*Omphalosaurus nisseri* (comme pour *O. nevadanus*) est la morphologie dentaire tout à fait inhabituelle chez les Ichthyopterygia. Ces dents sont en effet réparties en plusieurs rangées, apparemment irrégulières, sur l'os porteur dont la surface est convexe, formant ainsi de très robustes tables broyeuses. Merriam compte de trois à cinq rangées de dents sur le spécimen 19452 d'*Omphalosaurus nevadanus*. Chez *Omphalosaurus nisseri*, qu'il s'agisse des spécimens étudiés par Wiman (1910) ou de ceux du présent travail, ce nombre ne semble pas excéder trois rangées.

Squelette post-crânien

Membre antérieur (pl. II)

L'humérus, de grande taille, est très particulier par son aspect massif et aplati (fig. 3). Il rappelle par son contour général le type d'humérus rencontré chez les Mixosaures. L'épiphyse proximale est longue et élargie en son milieu par un fort trochanter dorsal qui participe à la surface articulaire de l'humérus sur la ceinture scapulaire (fig. 3 E). L'épiphyse distale, également longue, porte deux facettes d'articulation pour l'ulna et le radius, la facette ulnaire étant plus courte et plus large que la facette radiale (fig. 3 F). Cet élargissement est dû à un fort tubercule entépicondylien participant à la facette.

En vue latérale, l'humérus est très large et relativement trapu (fig. 3 A). Le bord postérieur est concave alors que le bord antérieur est convexe. Cette convexité antérieure, conséquence d'une extension en lame du bord antérieur de l'humérus, est très semblable à celle que l'on rencontre chez les Mixosaures. A la base du trochanter dorsal, ainsi que sur la lame antérieure, sont nettement visibles les insertions des muscles deltoïdes et sca-

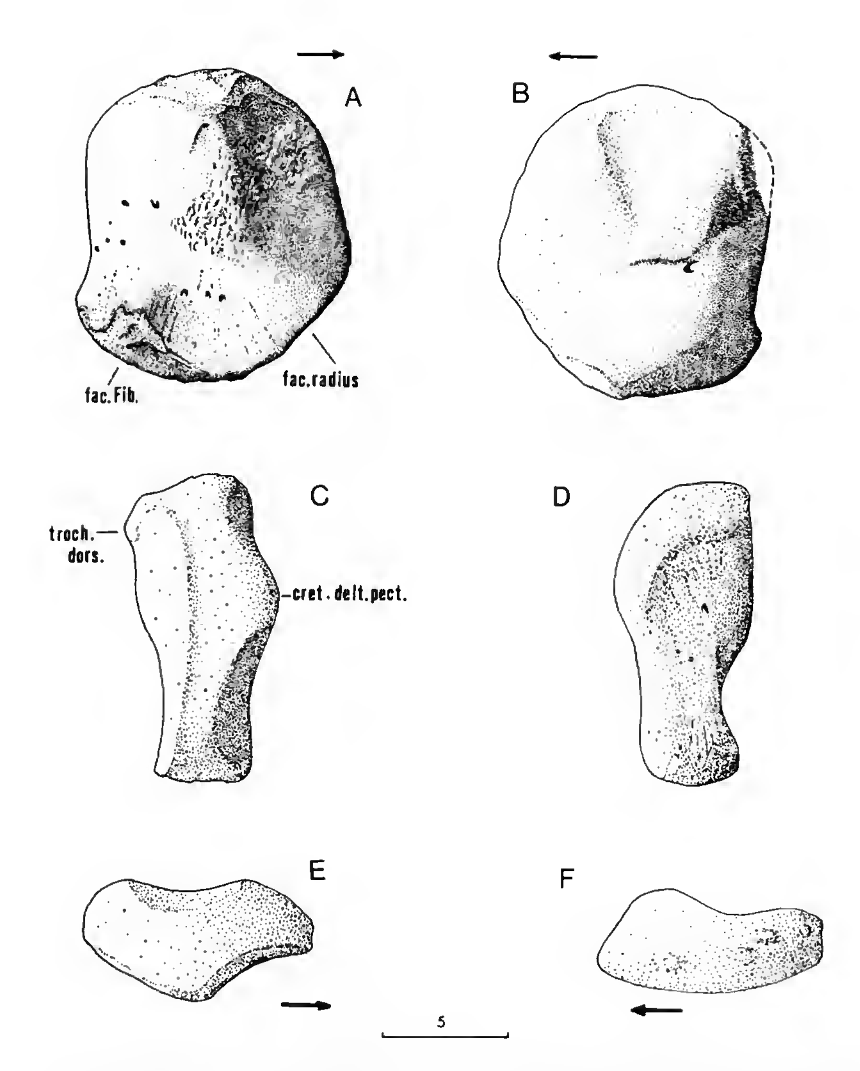


Fig. 3. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman), Spathien-Anisien, Mt Ibsen, Dickson Land, Spitsberg. Humérus (SVT 219), A, vue latérale ; B, vue mésiale ; C, vue antérieure ; D, vue postérieure ; E, vue proximale ; F, vue distale. (Échelle en cm.) fac., facette articulaire ; cret. delt. pect., crête delto-pectorale ; Fib., fibula ; troch. dors., trochanter dorsal.

pulo-huméraux (*m. deltoides scapularis, m. deltoides clavicularis, m. scapulo humeralis anterior* et *m. scapulo humeralis posterior*). L'insertion du *m. triceps* sur le bord postérieur de l'humérus est peu développée.

En vue mésiale, les reliefs sont peu marqués (fig. 3 B). La crête delto-pectorale, antérieure, est relativement importante. Elle participe, antéro-supérieurement, à la surface articulaire de l'épiphyse proximale et s'oriente diagonalement en s'effaçant vers le centre

de la face mésiale de l'humérus. Symétriquement, une erête de même importance, prenant naissance sur le bord postéro-supérieur de l'humérus, rejoint la crête delto-pectorale, les deux crêtes formant ainsi un V plus ou moins marqué, et délimitant une dépression devant recevoir un puissant *m. coraco brachialis*.

En vue antérieure, l'ectépicondyle, peu proéminent, présente un bord marqué d'un sillon qui se prolonge jusqu'à la crête delto-pectorale (fig. 3 C). En vue postérieure, l'humérus présente une torsion générale, le bord postérieur formant un S très ouvert (fig. 3 D).

Le matériel CNRS-Muséum 1969 ne comprend aucun radius complet, mais Wiman

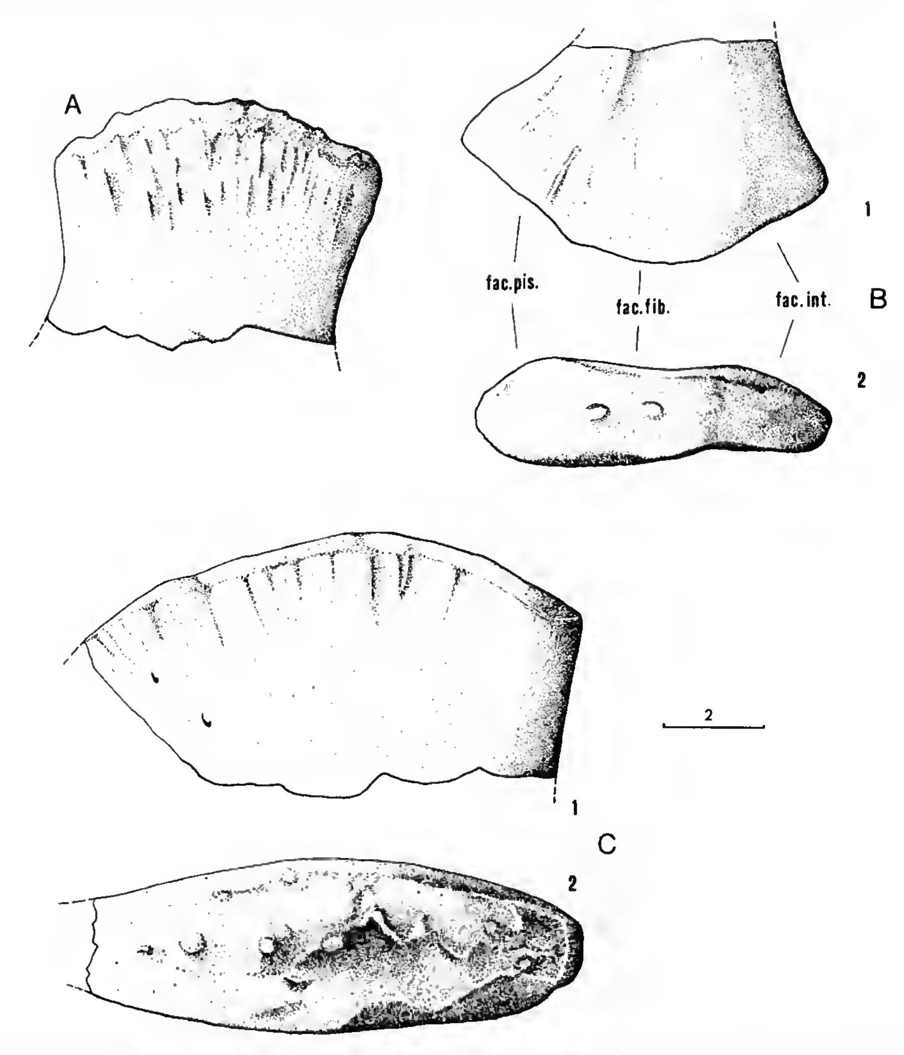


Fig. 4. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman). Spathien-Anisien, Mt Ibsen, Dickson Land, Spitsberg. A, ulna (SVT 245), extrémité proximale, vue latérale ; B, fibula droite, (SVT 247), extrémité distale : 1, vue latérale, 2, vue distale ; C, radius droit, (SVT 239), extrémité proximale : 1, vue latérale, 2, vue proximale. (Échelle en cm.) fac., facette articulaire ; fib., fibulaire ; int., intermédiaire ; pis., pisiforme.

(1910, fig. 9, pl. VIII) figure une « fibula » qui doit être interprétée comme un radius ; le « radius » présenté par Wiman (1910, fig. 6, pl. VIII) étant en fait un radial. Le radius est un os plat, subquadrangulaire, au bord antérieur échancré et au bord postérieur concave (fig. 4 C). L'épiphyse proximale, convexe en vue latérale, présente une longue et large

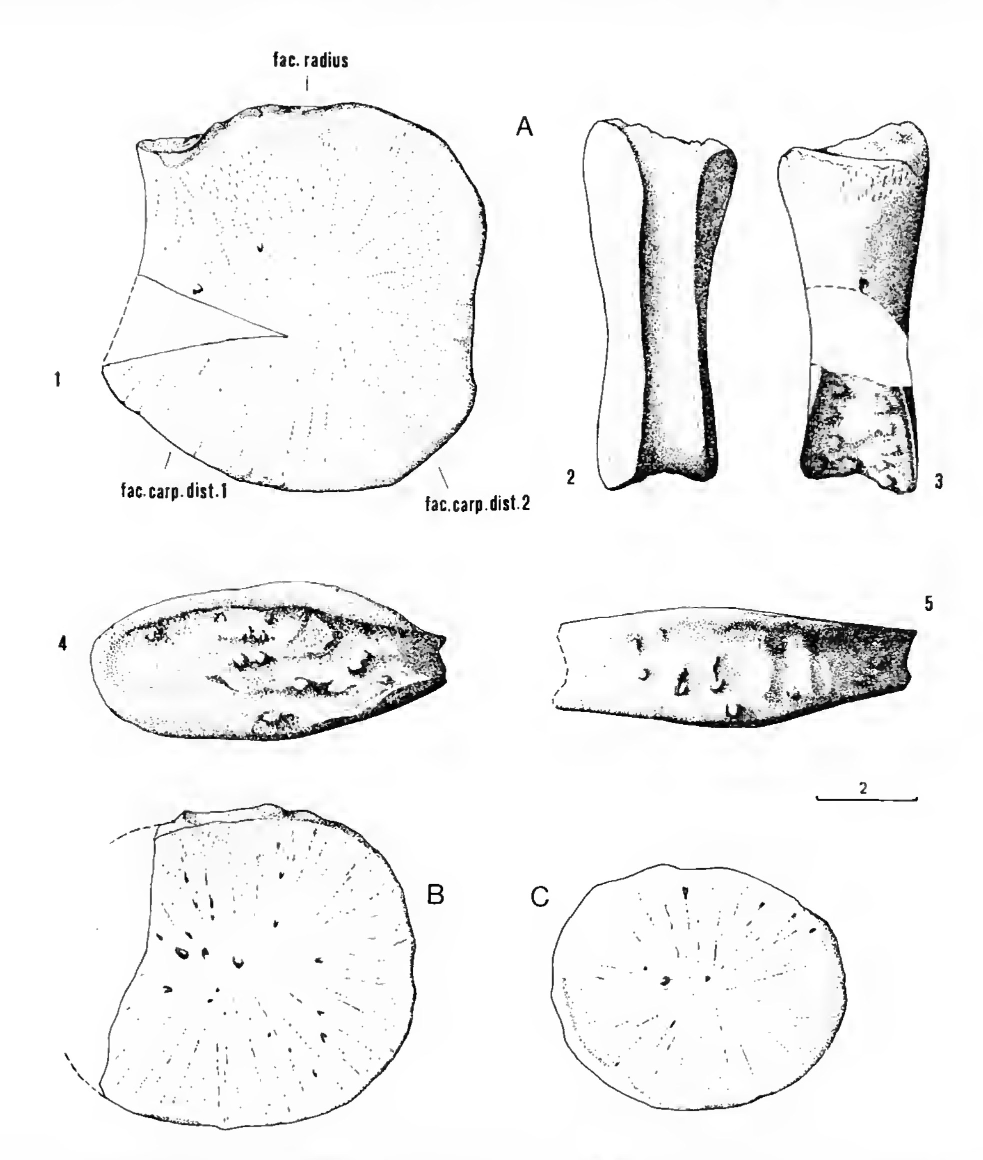


Fig. 5. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman), Spathien-Anisien, Mt Ibsen, Dickson Land, Spitsberg. A, radial gauche, (SVT 236) : 1, vue latérale, 2, vue postérieure, 3, vue antérieure, 4, vue proximale, 5, vue distale ; B, ulnaire (?), (SVT 253) ; C, carpien distal ou première phalange, (SVT 257), vue latérale. (Échelle en cm.) fac., facette articulaire ; carp. dist. 1, carpien distal n° 1 ; carp. dist. 2, carpien distal n° 2.

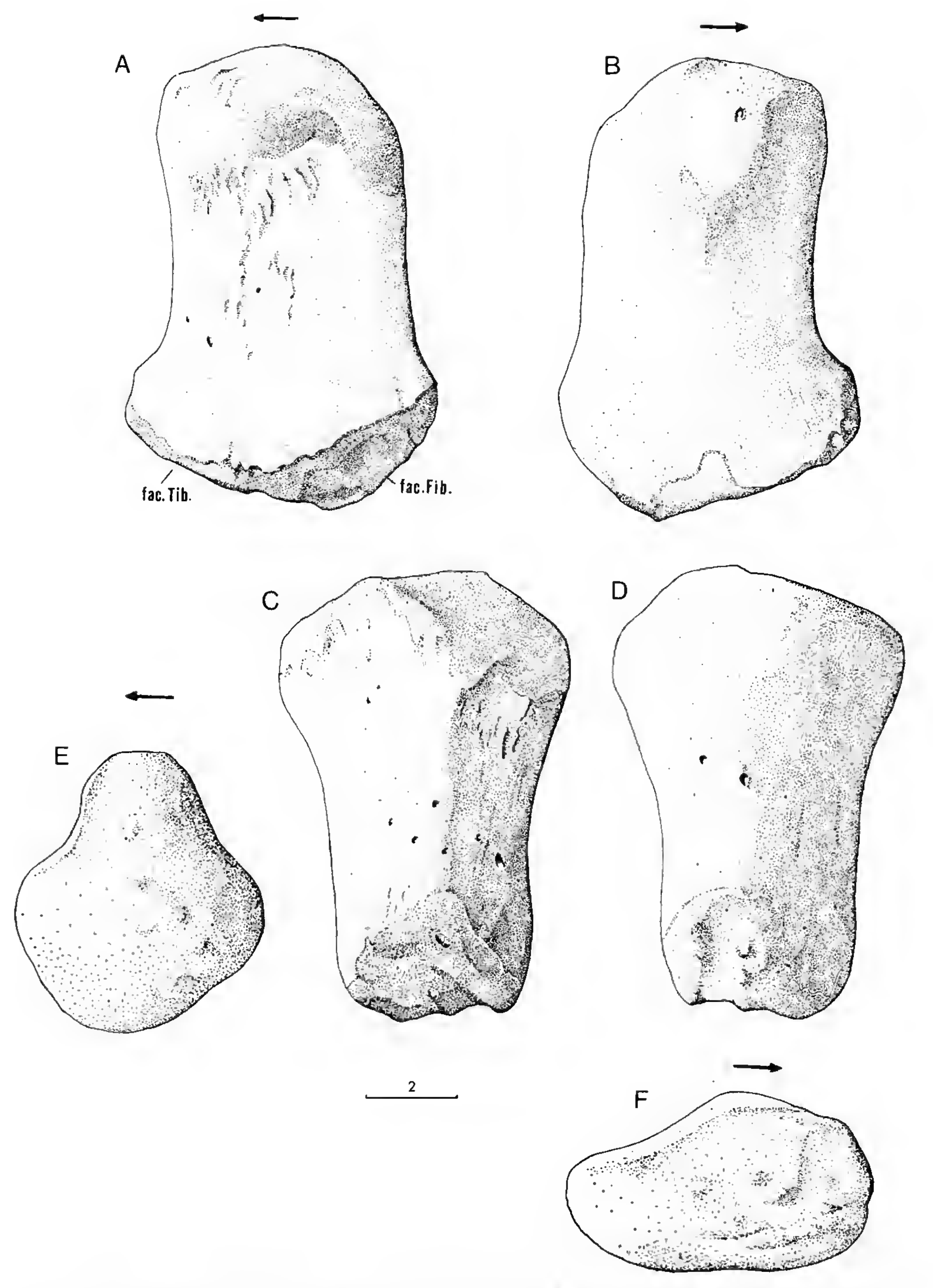


Fig. 6. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman), Spathien-Anisien, Mt Ibsen, Dickson Land, Spitsberg. Fémur, (SVT 230). A, vue latérale ; B, vue mésiale ; C, vue antérieure ; D, vue postérieure ; E, vue proximale ; F, vue distale. (Échelle en cm.) fac., facette articulaire ; Fib., fibula ; Tib., tibia.

facette d'articulation avec l'humérus. L'épiphyse distale porte deux facettes d'articulation, l'une antérieure pour le radial, l'autre postérieure pour l'intermédiaire.

L'ulna n'est connue que par un fragment d'extrémité proximale (fig. 4 A). Celle-ci est moins longue que sur le radius et présente une facette convexe pour l'humérus. La diaphyse, bien que cassée, semble s'élargir rapidement, l'extrémité distale devant être large et plate.

Certains os de la série des carpiens proximaux sont identifiables. Tel est le cas du radial (fig. 5 A), os plat, subquadrangulaire, dont l'extrémité proximale est épaissie et porte une large facette d'articulation plane pour le radius. L'épiphyse distale, convexe et moins épaisse, porte deux facettes d'articulation pour les carpiens distaux 1 et 2. Le bord postérieur présente également une étroite facette, sur toute la hauteur de l'os, assurant le contact avec l'intermédiaire. Le bord antérieur est concave.

Wiman (1910, fig. 21, pl. VIII) figure un intermédiaire portant plusieurs facettes de contact ; proximalement avec le radius et l'ulna, antérieurement avec le radial, postérieurement avec l'ulnaire et distalement avec deux carpiens distaux.

Les carpiens distaux, métapodes et phalanges, sont des os plats, arrondis, en forme de jeton. Leur position relative ne peut être précisée (fig. 5 C).

Membre postérieur (pl. III)

L'épiphyse proximale du fémur est très convexe. Sa surface d'articulation avec la ceinture pelvienne est élargie par la présence d'un très fort trochanter participant lui-même à l'articulation (fig. 6 E). L'épiphyse distale porte deux facettes d'articulation de taille très inégale et inclinée vers l'extérieur : une grande facette antérieure, elliptique pour le tibia, et une petite facette postérieure, triangulaire et moins large, pour la fibula (fig. 6 F). En vue latérale, les bords antérieur et postérieur sont subparallèles sauf dans la région distale où le fémur s'élargit fortement (fig. 6 A).

Wiman, en 1910, figure trois os non identifiés (1910, fig. 9, 10, 11, pl. IX). En 1916, il les identifie comme des phalanges (1916, fig. 5, p. 70). Le matériel 1964-1969 comporte plusieurs os semblables, courts, trapus, avec une constriction médiane. Ce sont des tibias (fig. 7). L'épiphyse proximale est ovale, plate et inclinée vers l'arrière, alors que l'épiphyse distale, également ovale, est convexe et plus réduite (fig. 7 E et F).

La fibula n'est connue que par son extrémité distale (fig. 4 B) (Wiman, 1910, fig. 6, 7, 8, pl. IX). C'est un os aplati, à épiphyse distale très élargie. La surface articulaire de l'épiphyse distale comporte trois facettes correspondant à l'intermédiaire, l'ulnaire et le pisiforme (fig. 4 B).

Tarsiens, métatarsiens et phalanges ne peuvent être distingués (pl. III).

Appleby (1979 : 931-934) utilise une série d'indices biométriques pour mettre en évidence l'éloignement morphologique et les tendances évolutives des Mixosaures et des « latipinnates post-triasiques ». Appliqués aux présents spécimens, l'indice de largeur de l'humérus $(\frac{lH}{LH})$ et l'indice de largeur du fémur $(\frac{lF}{LF})$ donnent respectivement des valeurs avoisinant 0,85 à 0,90 et 0,67 (seuls deux humérus et un fémur sont mesurables). Ces chiffres situeraient *Omphalosaurus nisseri* aussi bien dans la fourchette de valeurs caractérisant

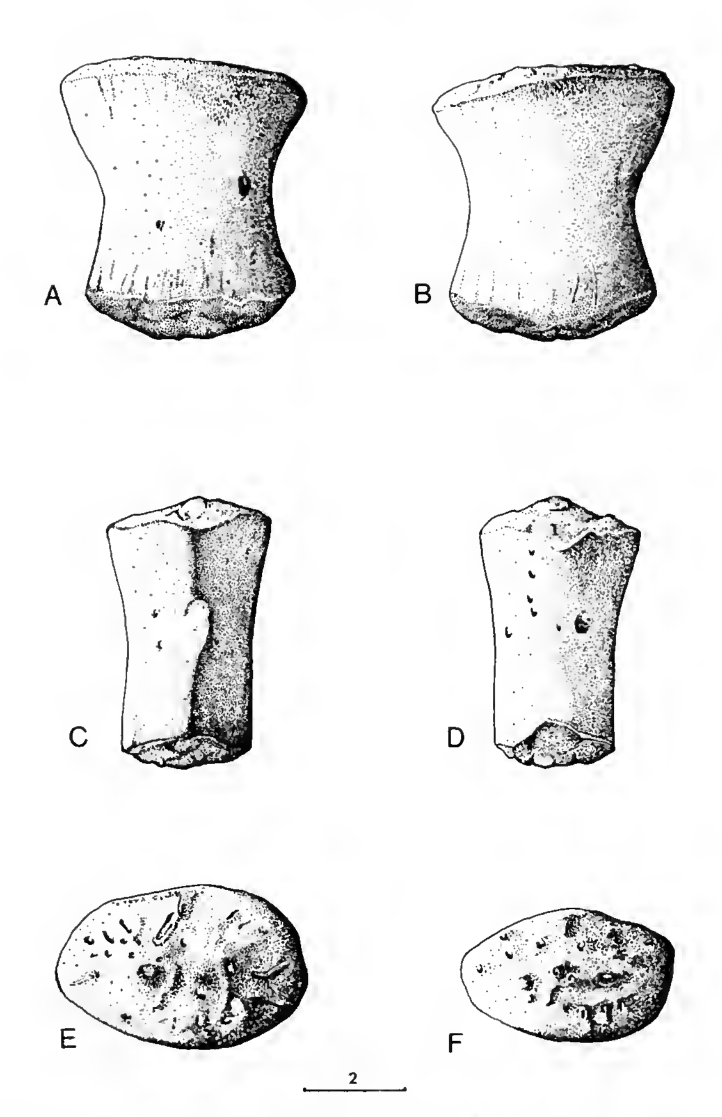


FIG. 7. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman), Spathien-Anisien, Mt Ibsen, Dickson Land, Spitsberg. Tibia gauche, (SVT 222). A, vue latérale ; B, vue mésiale ; C, vue antérieure ; D, vue postérieure ; E, vue proximale ; F, vue distale. (Échelle en cm.)

les Mixosaures ($\frac{lH}{LH}$ = 0,562 à 0,928, $\frac{lF}{LF}$ = 0,625 à 0, 833), que dans celle qui caractérise les « latipinnates » liasiques ($\frac{lH}{LH}$ = 0,416 à 1,135, $\frac{lF}{LF}$ = 0,498 à 0,783) (APPLEBY, 1979 : 932-933). Il faut d'ailleurs noter que les valeurs données par APPLEBY pour les Mixosaures

et les « latipinnates » liasiques se recouvrent largement. En fait, la morphologie générale de ces deux os se rapproche incontestablement de celle des Mixosaures.

La proportion relative du membre antérieur par rapport au membre postérieur ne peut être définie dans l'absence de spécimen complet. Toutefois, la taille de l'ensemble des os isolés tend à montrer un membre postérieur peu réduit par rapport au membre antérieur.

Vertèbres (pl. IV)

Deux séries de centra vertébraux, trouvés en association avec le reste du matériel post-crânien, sont attribuables à *Omphalosaurus nisseri*. L'une, SVT 330, est constituée de sept centra de la région dorsale moyenne. L'autre, SVT 294, comprend quatre centra de la région caudale moyenne. Les centra dorsaux sont hexagonaux et fortement amphicoeles. Diapophyse et parapophyse, en position haute sur le centrum, sont fusionnées en une seule surface articulaire allongée verticalement. Les centra caudaux sont comprimés latéralement, et il n'y a plus de surface articulaire pour les côtes. Le canal neural présente une constriction médiane.

Matériel rapporté à *Omphalosaurus nisseri* mais d'attribution douteuse

Empreinte de colonne vertébrale (SVT 340)

Lors d'une reconnaissance au cap Lee (île d'Edge), une empreinte de colonne vertébrale d'Ichthyopterygia a été mise à jour. Il s'agit d'une plaque portant l'empreinte de trente et une vertèbres avec leurs arcs neuraux, d'un ischion, et de quelques côtes (pl. V). L'ensemble est très écrasé et n'a malheureusement pas pu être daté avec plus de précision que « Trias moyen de Edgeoya ».

Cette portion de colonne vertébrale correspond aux régions abdominale postérieure et caudale antérieure. Les centra sont hauts et relativement courts (rapport de la hauteur à la longueur approchant 0,50 dans la région abdominale). Dans la région postérieure, diapophyse et parapophyse sont fusionnées en une seule surface articulaire, haute et étalée, occupant la moitié de la hauteur du centrum. Dans la région caudale antérieure, ces deux apophyses sont également fusionnées, mais l'unique surface articulaire se réduit à un processus circulaire.

Les arcs neuraux sont bas et larges en vue latérale. Leur taille diminue progressivement en passant de la région abdominale à la région caudale, en même temps que leur inclinaison s'accentue, et que pré- et post-zygapophyses tendent à disparaître. Le spécimen étant cassé avant la région médio-caudale, il n'est pas possible d'affirmer une éventuelle inversion d'orientation des neurépines. Toutefois, celle-ci reste probable car la morphologie de ces neurépines ne semble pas évoluer vers le type « rotule » (ball and socket) des Ichthyosauria à queue hypocerque.

Seuls quelques fragments de côtes de la région abdominale postérieure sont visibles. Typiquement ichthyoptérygiennes avec leur sillon longitudinal médian, elles sont plutôt fines et peu arquées. Nettement holocéphales, leur tête articulaire unique est étalée et aplatie, assurant un contact total avec les apophyses correspondantes des centra.

L'ischion, dont l'empreinte est incomplète, présente une morphologie générale en

croissant de lune, rappelant en cela celui de *Grippia longirostris*. Il est toutefois moins étalé dans la région postéro-mésiale, ce qui lui confère un contour plus triangulaire.

Il apparaît très probable que ce spécimen appartienne à *Omphalosaurus nisseri*. Toutefois, les neurépines et l'ischion de cette espèce sont inconnus. L'identification de ce spécimen ne repose donc que sur la morphologie des centra en vue latérale, ce qui doit susciter la plus grande prudence.

Plateaux dentaires

Un autre spécimen, constitué de cinq fragments osseux couverts de très petites dents, a été récolté sur les flancs du mont Heinen. Leur position stratigraphique exacte n'est pas précisée. L'un de ces fragments (SVT 334a) porte également quelques grosses dents similaires de celles d'*Omphalosaurus nisseri*, organisées sur trois rangs et prolongées latéralement par un grand nombre de petites dents disposées en quinconce. Les spécimens SVT 334b, c et d ne portent que ces petites dents. Si ces pièces sont attribuables à *Omphalosaurus nisseri*, ce qui est très probable, la denture broyeuse de cette espèce serait complétée par d'importants plateaux dentaires recouvrant le palais et le bord interne de la mandibule.

Caractères observables chez *Omphalosaurus nisseri*

— Dents postérieures à couronnes basses, hémisphériques ou légèrement coniques.
— Couronnes présentant une fine striation verticale.
— Racine ouverte à cavité pulpaire importante.
— Plicature de la racine très rare.
— Dents insérées dans des alvéoles distincts.
— Trois rangées dentaires ou plus.
— Humérus subquadrangulaire à fort trochanter dorsal. Crête delto-pectorale importante.
— Radius subquadrangulaire, plat, à bord antérieur échancré et bord postérieur concave.
— Fémur restant de taille importante.
— Tibia court à forte constriction médiane.
— Fibula à extrémité distale très étalée.
— Tarsiens, carpiens, métapodes et phalanges plats et arrondis.
— Centra abdominaux à dia- et parapophyses fusionnées.
— Centra caudaux comprimés latéralement.

Discussion sur la position systématique et phylogénétique d'*Omphalosaurus nisseri*

A l'issue de la discussion Merriam-Wiman (1911-1916), ce dernier admet une synonymie entre les genres *Omphalosaurus* et *Pessopteryx*, comme le suggère Merriam, mais envisage deux possibilités.

Dans la première, tout le matériel, qu'il provienne du Trias moyen du Névada ou du Spitsberg, appartient au même genre *Omphalosaurus*. Dans ce cas « ... il faudrait imaginer un Reptile avec une tête relativement courte et un corps ayant développé la même forme qu'*Ichthyosaurus*. Un tel parallélisme n'est bien sûr pas inconcevable, mais peu probable. » (Wiman, 1916 : 70).

Wiman semble préférer la seconde possibilité, considérant que *Pessopteryx* existe bien, mais que ses restes sont associés (« foreign intermixture ») aux fragments dentés d'*Ompha-*

losaurus. Pour appuyer ses idées, il utilise les trois arguments suivants : « Il est tout à fait possible que ces nombreux os de mâchoire aient constitué la partie la plus résistante du squelette (d'*Omphalosaurus*) » (1916 : 70). Les « ... très nombreux os en forme de phalange, de tailles différentes, que j'ai d'abord notés comme ne pouvant être situés dans un squelette d'Ichthyosaure ... pourraient appartenir à *Omphalosaurus* » (1916 : 70-71, et fig. 5, p. 70). Wiman parle ici des os qu'il notait « os indéterminés » en 1910 dans sa figuration de *Pessopteryx nisseri* (1910, fig. 9, 10, 11, pl. IX). « Il est moins surprenant de voir un Ichthyosaure, *Pessopteryx*, développer un humérus identique à celui d'un autre Ichthyosaure de la même région, que de voir un reptile d'un groupe différent, *Omphalosaurus*, acquérir juste ce type d'humérus » (1916 : 71).

Wiman envisage donc le mélange des restes de deux genres de reptiles marins dans le Trias moyen du Spitsberg : l'ichthyoptérygien *Pessopteryx* avec quatre espèces, *P. nisseri*, *P. arctica*, *P. pinguis*, *P. minor*, et l'omphalosaure *Omphalosaurus* sans préciser s'il s'agit d'*Omphalosaurus nevadanus* ou d'une nouvelle espèce.

Cette interprétation est loin d'être satisfaisante, et ce pour plusieurs raisons :

— D'*Omphalosaurus* on ne connaîtrait que les fragments d'os porteurs de dents et ces curieuses « phalanges » ; à l'exclusion de tout autre matériel. Il y a là une sélection des restes fossiles difficilement explicable.

— De *Pessopteryx* on ne connaîtrait que les humérus et jamais les dents. Là encore, la sélection du matériel est inexplicable.

— Il resterait un ensemble de matériel post-crânien qu'on ne saurait rapporter ni à l'un ni à l'autre de ces deux genres.

— On peut alors s'interroger sur la validité des quatre espèces du nouveau genre *Pessopteryx* fondées uniquement sur quelques os des membres sans connexion.

— Les « phalanges » que Wiman ne trouve pas « ichthyosauriennes » sont en fait des tibias comme il est décrit plus haut, et ils ne sont pas si nombreux puisque Wiman n'en disposait que de trois et que, dans le matériel CNRS-Muséum 1969, sept os similaires sont identifiables pour six fémurs, quatorze humérus et quelque trente éléments podiaux en forme de jetons, de taille très variable et devant être considérés comme les vrais phalanges et métapodes.

— Enfin, l'association de dents d'omphalosaure et de squelettes post-crâniens d'ichthyoptérygien apparaît d'autant plus douteuse qu'elle se serait réalisée trois fois : en 1906 (Merriam), en 1910 (Wiman) et en 1969 (matériel du présent travail).

Le genre *Pessopteryx* Wiman, 1910, doit donc être considéré comme synonyme du genre *Omphalosaurus* Merriam, 1906, dont les restes sont trouvés dans le Trias moyen du Nevada et dans le Trias moyen (Spathien-Anisien) du Spitsberg.

De plus, il n'y a aucune raison de considérer *Omphalosaurus* comme un « Reptile à part ». Les deux vertèbres associées au type sont de morphologie tout à fait ichthyoptérygienne avec un centrum amphicoele non soudé à l'arc neural. La portion de crâne type est décrite par Merriam comme « tout à fait reptilienne ». Les dents dont la morphologie et la répartition ont suscité la création d'un nouvel ordre sont semblables aux dents postérieures de *Grippia longirostris* ou encore de *Mixosaurus cornalianus*. Seule, la plicature de la racine est ici absente chez *O. nevadanus* ou simplifiée chez *O. nisseri*. Quant à l'arrangement de ces dents en plusieurs rangées, on sait maintenant qu'il existe chez *Grippia longirostris* (deux rangées maxillaires) ou même chez *Phalarodon fraasi* (deux rangées maxillaires, l'interne étant constituée de petites dents rondes). Enfin, le squelette est de type ichthyoptérygien, avec notamment un humérus présentant les mêmes caractéris-

tiques que celui des Mixosaures. L'ordre des Omphalosauria doit donc être considéré comme inexistant.

Il reste le problème spécifique. L'espèce-type du genre *Omphalosaurus* est *Omphalosaurus nevadanus* Merriam, 1906. Constitué d'un fragment de crâne, un fragment de mandibule et deux vertèbres cervicales, il est insuffisant pour que l'on puisse lui rapporter avec certitude les spécimens du Spitsberg. Devant l'aspect très fragmentaire de cet ensemble de matériel, et en attendant la possibilité de discuter ce problème sur un matériel plus complet, je propose de conserver le nom d'espèce attribué par Wiman : *Omphalosaurus nisseri* (Wiman, 1910) d'autant plus que, selon Merriam, *O. nevadanus* ne possèderait plus de racine plissée, tandis que persiste une légère plicature chez *O. nisseri*. Quant aux trois autres espèces rapportées par Wiman au genre *Omphalosaurus* (= *Pessopteryx*), *O. arctica*, *O. pinguis* et *O. minor*, elles doivent être considérées comme des *nomina dubia* devant l'insuffisance du matériel-type : respectivement un fragment d'humérus et deux humérus, morphologiquement très proches de celui d'*O. nisseri*, le critère de taille ne pouvant être retenu. *Omphalosaurus nevadanus* et *Omphalosaurus nisseri* sont donc deux espèces appartenant à la sous-classe des Ichthyopterygia. Quant aux relations phylogénétiques entre ces deux espèces, il apparaît que la forme américaine dérive de la forme européenne dans la mesure où elle présente au moins deux caractères dérivés : perte totale de la plicature des racines et augmentation du nombre de rangées dentaires.

Conclusion

Omphalosaurus nisseri est une forme durophage présentant une répartition géographique nettement plus importante que les ichthyoptérygiens contemporains ou antérieurs.

J'ai montré par ailleurs (Mazin, 1983) que pendant le Trias moyen les échanges étaient constants entre la province « Nord-Ouest laurasiatique » et la province « Est-Pacifique ». La présence simultanée dans ces deux provinces de deux espèces du genre *Omphalosaurus* indique l'existence d'une communication à la limite Trias inférieur — Trias moyen. Dans l'état actuel de nos connaissances, les formes du Trias inférieur de la province « Nord-Ouest laurasiatique » (*Grippia* et *Svalbardosaurus* du Spitsberg) sont inconnues en province Est-pacifique.

Le premier ichthyoptérygien connu ayant peuplé la côte Est-pacifique est donc une espèce du genre *Omphalosaurus*, *O. nevadanus*, elle-même dérivée d'*O. nisseri* du Spitsberg.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Appleby, R. M., 1979. — The affinities of Liassic and later Ichthyosaurs. *Palaeontology*, **4** (22) : 921-946.

Buchan, S. H., P. Chalinor, W. B. Harland et J. R. Parker, 1965. — The Triassic stratigraphy of Svalbard. *Norsk Polarinstitutt Skr.*, n.r., (135) : 1-94.

Cox, C. B., et D. G. Smith, 1973. — A review of the Triassic faunas of Svalbard. *Geol. Mag.*, (110) : 405-418.

Mc Gowan, C., 1972. — Evolutionary trends in Longipinnate Ichthyosaurs with particular reference to the Skull and Fore Fine. *Life Sci. Contr. R. Ont. Mus.*, (83) : 1-38.

Mazin, J. M., 1983. — Répartition stratigraphique et géographique des Mixosauria (Ichthyopterygia). Pronvincialité marine au Trias moyen. *In* : E. Buffetaut, J. M. Mazin et E. Salmon (ed.), Actes du symposium paléontologique G. Cuvier, Montbéliard (*sous presse*).

Merriam, J. C., 1906. — Preliminary note on a new marine reptile from the middle Triassic of Nevada. *Univ. Calif. Publs Bull. Dep. Geol.*, **5** (5) : 75-79.

— 1911. — Notes on the relationships of the marine fauna described from the Triassic of Spitzbergen by Wiman. *Univ. Calif. Publs Bull. Dep. Geol.*, **13** (6) : 317-327.

Wiman, C., 1910. — Ichthyosaurier aus der Trias Spitzbergens. *Bull. Geol. Instn Univ. Upsala*, (10) : 124-148.

— 1916. — Notes on the marine Triassic reptile fauna of Spitzbergen. *Univ Calif. Publs Bull. Dep. Geol.*, **5** (10) : 63-73.

— 1928. — Eine neue Reptilien-Ordnung aus der Trias Spitzbergens. *Bull. Geol. Instn Univ. Upsala*, (22) : 183-196.

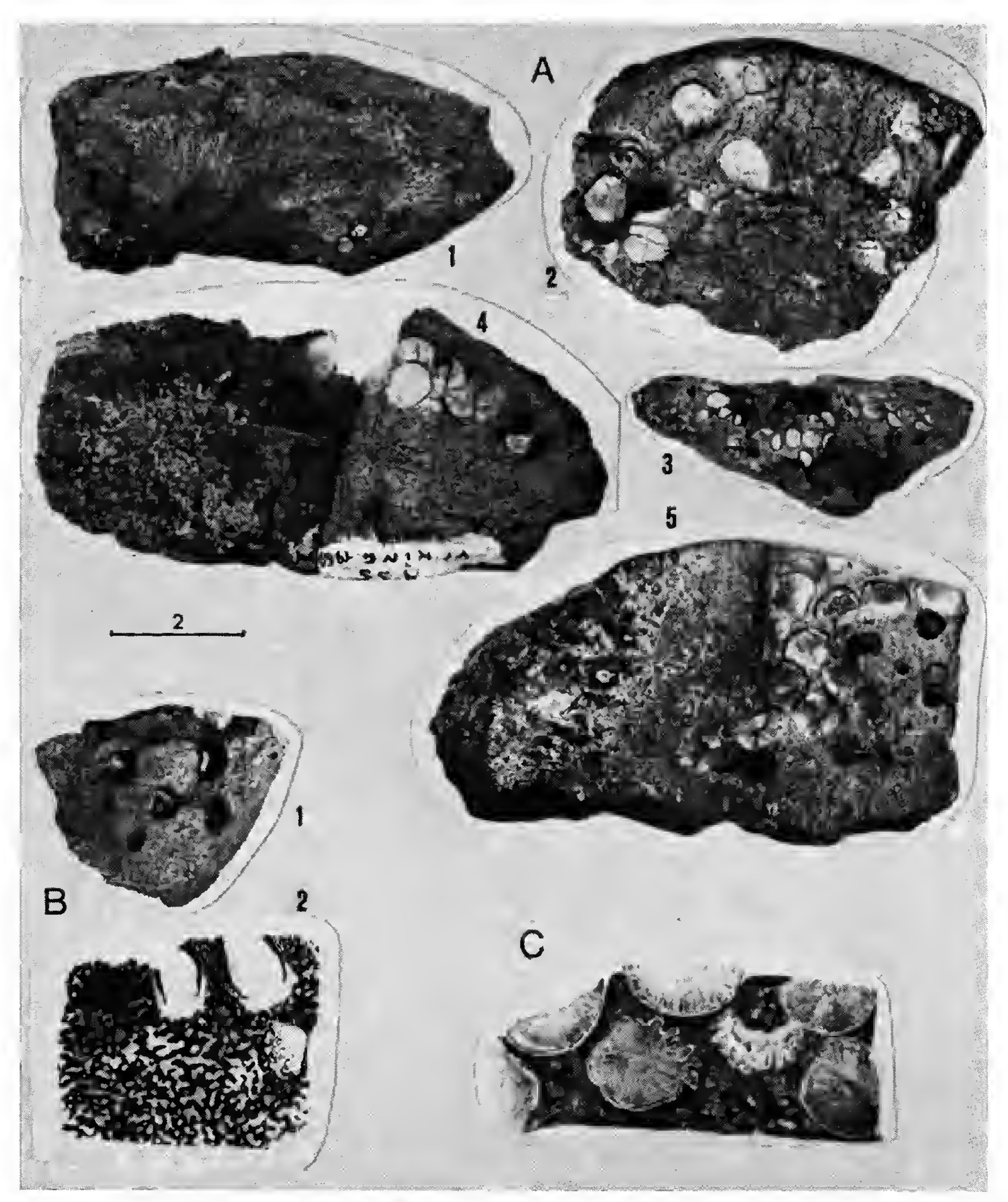


PLANCHE I. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman), Spathien-Anisien, Spitsberg. Dents. A, fragments d'os porteurs de dents, 1, SVT 207, 2, SVT 214, 3, SVT 213, 4, SVT 205, 5, SVT 206 ; B, alvéolisation, 1, SVT 215, 2, lame mince mettant en évidence l'implantation dentaire ; C, plicature, spécimen figuré par WIMAN (1910, fig. 30, pl. IX). (Échelle en cm.)

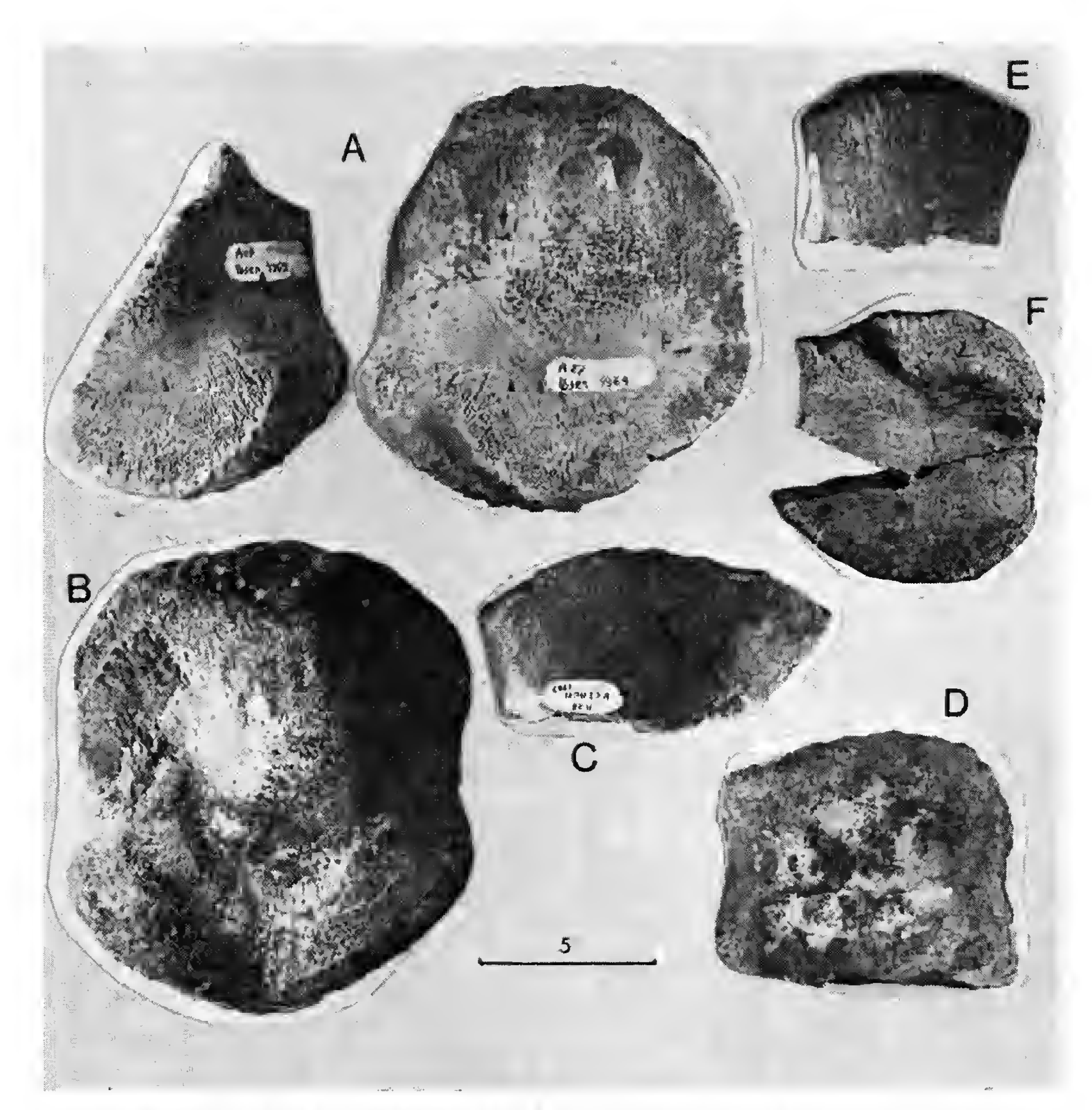


Planche II. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman), Spathien-Anisien, Spitsberg. A, humérus droit et fragment d'humérus gauche (SVT 219 a, b), vue latérale, provenant certainement d'un même individu ; B, humérus droit (SVT 218), vue latérale, l'échancrure antérieure est une cassure ; C, radius droit (SVT 239), extrémité proximale, vue latérale ; D, radius (?) ; E, ulna (SVT 245), extrémité proximale ; F, radial gauche (SVT 236), vue latérale. (Échelle en cm.)

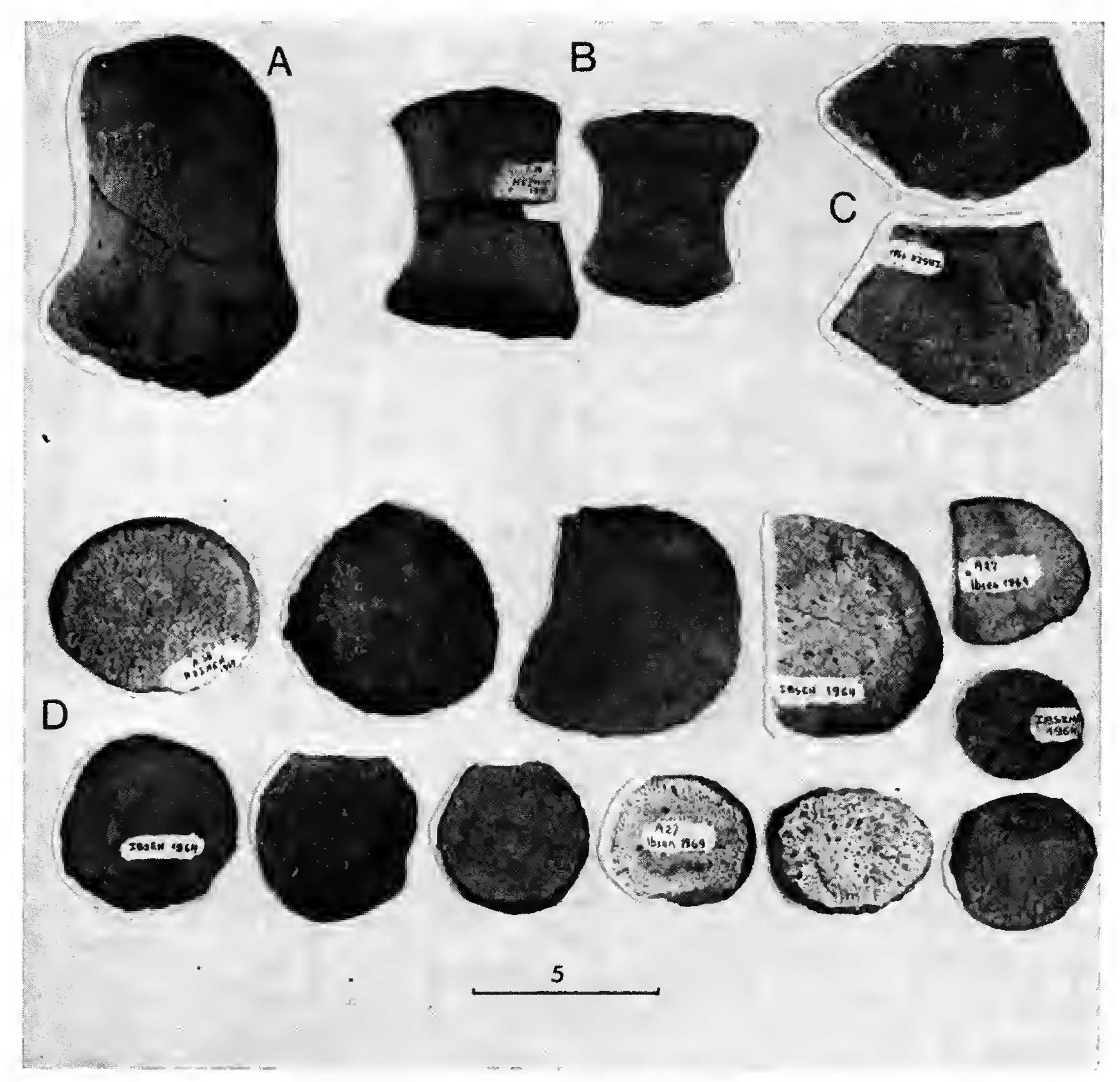


Planche III. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman), Spathien-Anisien, Spitsberg. A, fémur gauche, (SVT 230), vue latérale ; B, tibia, 1, (SVT 223), 2, (SVT 222), vue latérale ; C, fibula, 1, (SVT 244), 2, (SVT 247) ; D, carpiens, tarsiens, métapodes et phalanges. (Échelle en cm.)

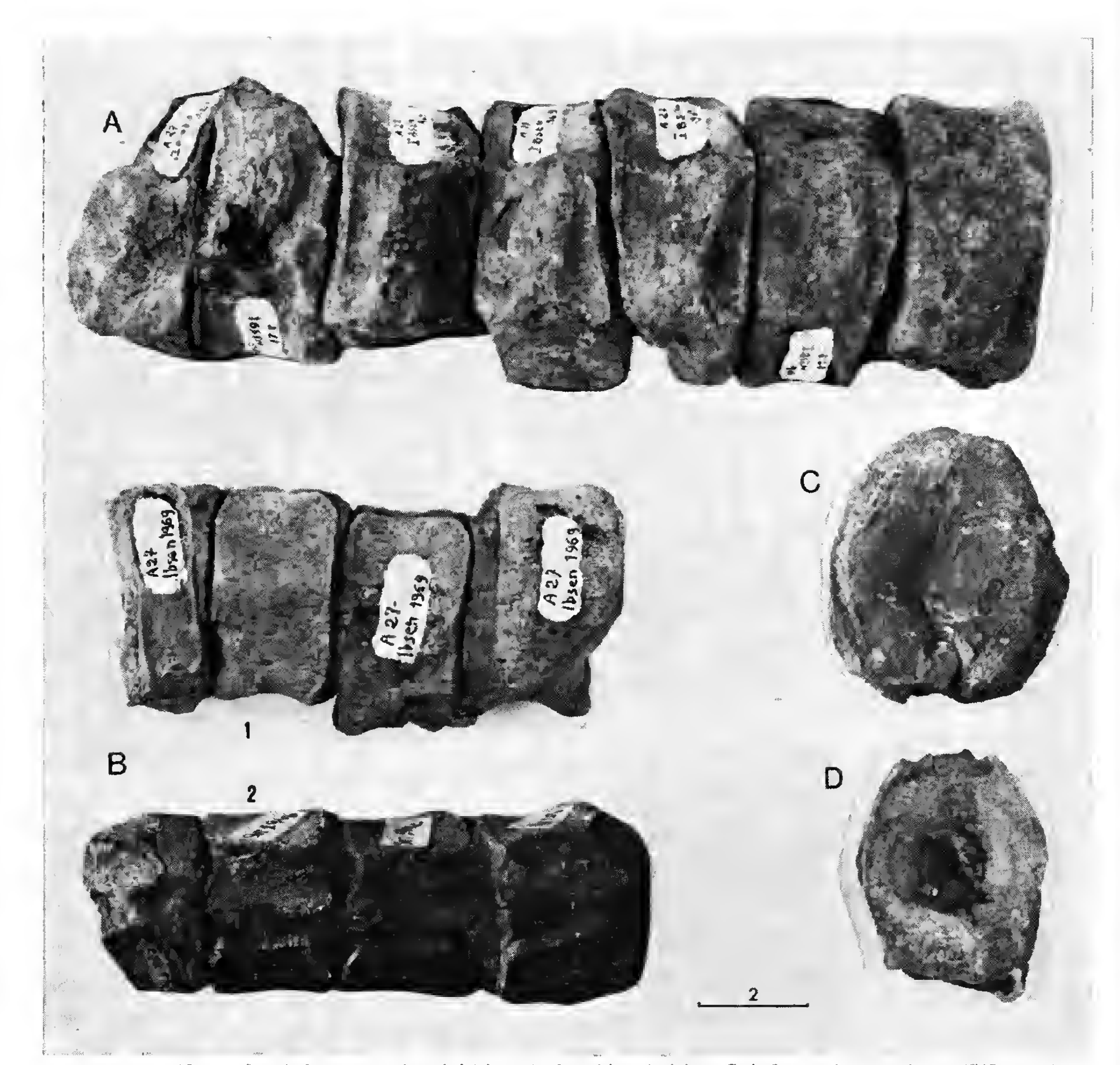


Planche IV. — *Omphalosaurus nisseri* (Wiman), Spathien-Anisien, Spitsberg. A, vertèbres, (SVT 330), région thoracique moyenne, vue latérale ; B, vertèbres, (SVT 294), région caudale moyenne, 1, vue latérale, 2, vue dorsale ; C, SVT 330, vue antérieure ; D, SVT 294, vue antérieure. (Échelle en cm.)

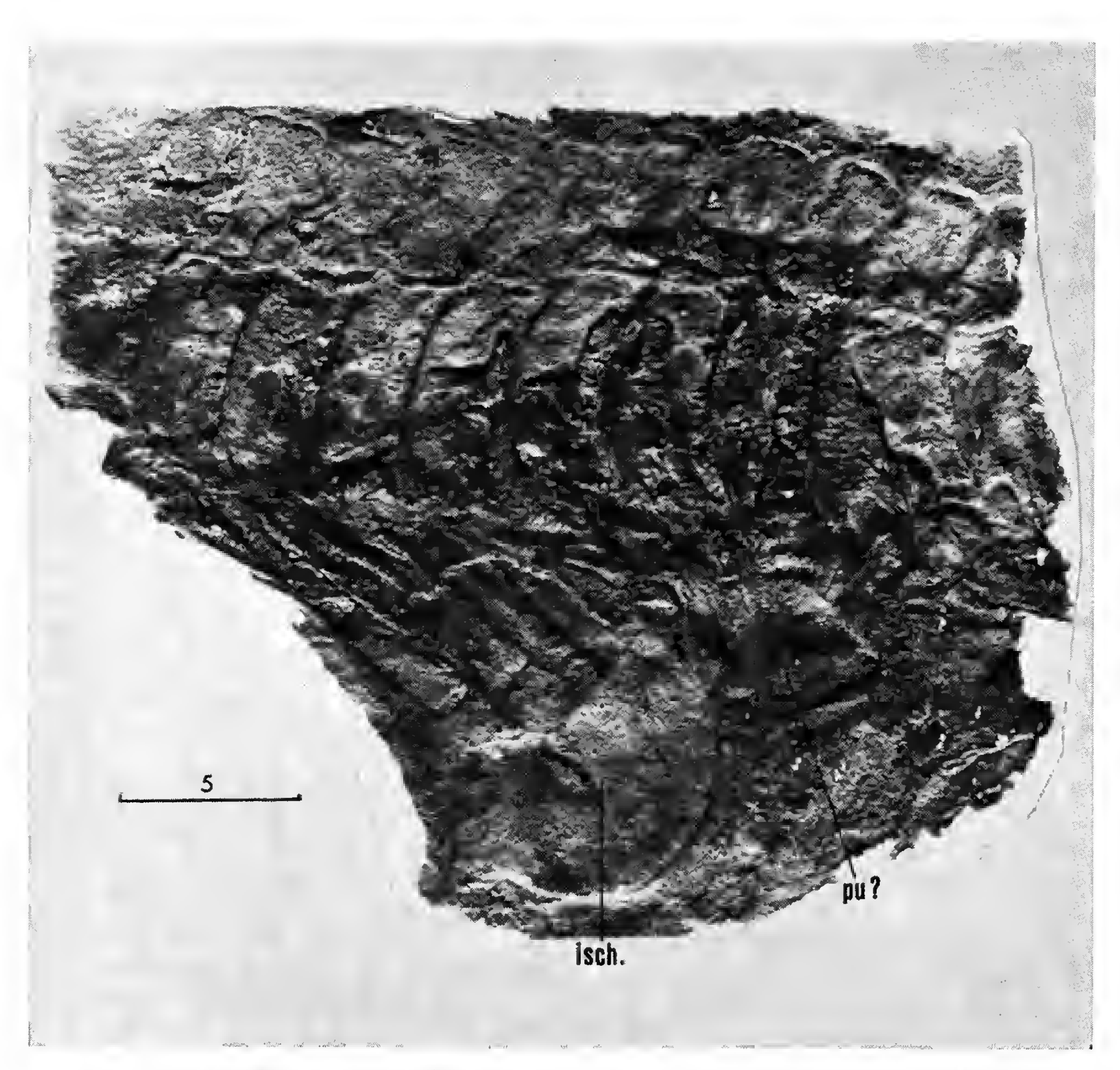


Planche V. — *Omphalosaurus nisseri* (?) (Wiman), Spathien-Anisien, Spitsberg. Empreinte élastomère de la plaque SVT 340, région sacrée, vue latérale gauche. (Échelle en cm.) isch., ischion ; pu, pubis.

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1983

Le 1er trimestre de l'année 1983 a été diffusé le 6 juillet 1983.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et llustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'Imprimeur.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.